

**ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN
AN SERTOLIZELLEN BEIM HENGST
WÄHREND DES KEIMEPITHELZYKLUS**

PETRA HERY





Digitized by the Internet Archive
in 2026

Aus dem
Institut für Tieranatomie
der Tierärztlichen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität München
Lehrstuhl: Prof. Dr. F. Sinowatz

Arbeit angefertigt unter der Leitung von
Prof. Dr. H.-G. Liebich

**ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN
AN SERTOLIZELLEN BEIM HENGST
WÄHREND DES KEIMEPITHELZYKLUS**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Petra Hery
aus
Zweibrücken/Pfalz

München 1987

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Prof. Dr. M. Rüsse

Referent: Prof. Dr. H.G. Liebich

Korreferent: Prof. Dr. Dr. D. Stavrou

Tag der Promotion: 26. Februar 1988

I.	<u>EINFÜHRUNG</u>	1
II.	<u>LITERATUR</u>	3
A.	HERKUNFT UND ENTWICKLUNG DER SERTOLIZELLE.....	3
B.	SPEZIESBEZOGENE ANZAHL DER SERTOLIZELLEN.....	6
C.	ALLGEMEINE TOPOGRAPHIE DER SERTOLIZELLE IM KEIMEPITHEL.....	7
D.	SPERMATION.....	8
E.	DIE FUNKTIONELLE BEDEUTUNG DER SERTOLIZELLE.....	10
F.	DIE BLUT-HODEN-BARRIERE.....	15
	1. Entwicklung.....	15
	2. Bedeutung.....	16
G.	MORPHOLOGIE DER SERTOLIZELLE.....	19
	1. ALLGEMEINE MORPHOLOGIE.....	19
	2. DAS ZYTOPLASMA.....	20
	2.1 SERTOLIZELL-KERN.....	20
	2.2 ZYTOPLASMAORGANELLEN.....	25
	2.2.1 Mitochondrien.....	25
	2.2.2 Golgi-Komplex.....	25
	2.2.3 Endoplasmatisches Retikulum.....	27
	2.3 ZYTOPLASMATISCHE EINSCHLÜSSE.....	30
	2.3.1 Lipid.....	31
	2.3.2 Der Lipidzyklus.....	33
	2.3.3 Lysosomen.....	34
	2.3.4 Restkörper.....	34
	2.3.5 Microbodies.....	34
	2.3.6 Kristalleinschlüsse.....	35
	2.3.7 Glykogen.....	36
	2.4 ZYTOSKELETT.....	36
	2.4.1 Mikrofilamente.....	36
	2.4.2 Intermediäre Filamente.....	38
	2.4.3 Mikrotubuli.....	38
	2.5 VERGLEICHENDE SCHLUSSBEMERKUNGEN.....	39

3.	SERTOLIZELL-BINDUNGEN.....	40
3.1	SERTOLIZELL-BINDEGEWEBS-BINDUNGEN.....	40
3.2	SERTOLIZELL-SERTOLIZELL-BINDUNGEN.....	41
3.2.1	Tight junctions.....	41
3.2.2	Septate-like-junctions.....	43
3.2.3	Gap junctions.....	44
3.2.4	Desmosomen.....	45
3.2.5	Ektoplasmatische Spezialisierungen.....	46
3.2.6	Tubulobulbäre Komplexe.....	48
3.2.7	Enge Bindungen.....	49
3.3	SERTOLIZELL-KEIMZELL-BINDUNGEN.....	50
3.3.1	Desmosomen.....	50
3.3.2	Gap Junctions.....	53
3.3.3	Ektoplasmatische Spezialisierungen.....	54
3.3.4	Tubulobulbäre Komplexe.....	58
3.4	ANDERE POTENTIELLE BINDUNGEN.....	62
III.	<u>MATERIAL UND METHODIK</u>	64
IV.	<u>BEFUNDE</u>	66
V.	<u>DISKUSSION</u>	118
VI.	<u>ZUSAMMENFASSUNG</u>	137
VII.	<u>SUMMARY</u>	139
VIII.	<u>LITERATURVERZEICHNIS</u>	141

I. EINFÜHRUNG

SERTOLI beschreibt 1865 erstmals beim Menschen eine relativ fixe Zahl säulenförmiger Zellen mit Zytoplasmaausläufern, die sich zwischen den Keimzellen von der Basalmembran bis zum Tubuluslumen erstrecken.

Während einer langen Zeitperiode bleibt die Frage nach einer möglichen symbiotischen Beziehung zwischen Sertolizellen und den sie umgebenden Keimzellen ungeklärt.

Die Spermatoblastentheorie, erstmals eingeführt durch VON EBNER (1871, 1888), erklärt die Sertolizelle als Synzyzium und als funktionelle Einheit des Keimepithels.

Einige Autoren unterstützen dieses Konzept (ROLSHOVEN, 1940, 1945; SAPSFORD, 1957), erweitern es (VILAR et al., 1962: Sertolizelle als "Brückenzelle"), während andere (ELFTMANN, 1963) eher eine Vorstellung der Zelle als individuelle Einheit befürworten.

Erst die Entwicklung der elektronenmikroskopischen Untersuchungstechnik belegte definitiv, daß die Sertolizelle umschriebene Zytoplasmagrenzen umfaßt und außerdem eine wesentlich komplexere Morphologie aufweist, als bis dahin angenommen (FAWCETT/BURGOS, 1956; BAWA, 1963; SCHMIDT, 1964; NAGANO, 1966).

Seit dieser Zeit erlauben neue mikroskopische Untersuchungstechniken, u.a. auf den Gebieten der Transmissions- und Rasterelektronenmikroskopie detailliertere Einblicke in die ultrastrukturellen Besonderheiten auch dieser Zellen.

Heute liegt eine Vielzahl von gesicherten Erkenntnissen vor, wobei Tracer-Studien, Gefrierbruchtechniken sowie biochemische und physiologische in vivo- und in vitro-Studien wesentlich zum Verständnis der zahlreichen, kompakt geschichteten Funktionen der Sertolizellen beigetragen haben. Nicht zuletzt geben endokrinologische Studien wichtige Hinweise für deren zentrale Rolle bei der Spermatogenese.

Bis heute liegen dementsprechend in der Literatur umfangreiche Angaben zur Ultramorphologie der Sertolizelle für

zahlreiche Tierspezies und für den Menschen vor. Hierbei stehen häufig allein detaillierte Beschreibungen der Zellstruktur im Mittelpunkt des Interesses. Zusätzlich werden funktionelle Gesichtspunkte und speziesabhängige Besonderheiten berücksichtigt. Andere Untersuchungen sehen vorrangig die Thematik der Zellkontakte im Tubulusepithel, sowie deren dynamische Veränderungen im Zusammenhang mit Differenzierungsvorgängen während Spermatogenese und Spermiation als deren Schwerpunkt.

Bislang fehlen in der Literatur histologische Studien zur Ultrastruktur der Sertolizelle beim Pferd.

Die vorliegende Arbeit hat zum Ziel, Einblicke zu liefern in die Ultramorphologie der Zelle bei dieser Spezies.

Weiterhin sollen Zellveränderungen während der einzelnen Phasen des Keimepithelzyklus beschrieben, sowie deren funktionelle Zusammenhänge diskutiert werden.

II. LITERATUR

A. HERKUNFT UND ENTWICKLUNG DER SERTOLIZELLE

Es ist bis heute umstritten, ob die Sertolizell-Population einheitlich ist, oder aus Zelltypen unterschiedlicher Herkunft zusammengesetzt ist (BYSKOV, 1986).

Nach RITZEN et al. (1981) stammen sie entweder vom Coelomepithel oder von Mesenchymzellen des Genitalkammes ab.

Auch eine einheitliche Herkunft von Mesonephros wird anhand von Studien bei der fetalen Maus (UPADHYAY et al., 1981) und dem fetalen Schaf (ZAMBONI et al., 1981) vorgeschlagen.

WARTENBERG (1978, 1983) untersuchte den fetalen Hoden beim Menschen und Kaninchen (1983) und befürwortet eine "Doppelherkunft" von Sertolizellen.

Auf Grund dieser Beobachtungen kann zwischen dunklen, Meiose-induzierenden Zellen ("MI-Zellen"), vom Mesonephros abstammend, und hellen "meiosis-preventing cells" (MP-Zellen), die vom Coelomepithel abstammen, unterschieden werden.

Die Rate von MI- zu MP-Zellen soll den Beginn der Meiose bestimmen. Die niedrige Rate während der Fetalperiode verhindert die Meiose.

Sertolizellen und Gonozyten (= ortsständige Vorläufer-Keimzellen) stellen zwei unabhängige Zelllinien in fetalen Geschlechtssträngen des Säugetierhodens dar (FLICKINGER, 1967; BLACK, 1971).

Nicht-Keimzelelemente werden schon identifiziert im Innern der Keimepithelstränge zur Zeit der Hodendifferenzierung, beim Rind mit 20 Wochen (CURTIS/AMANN, 1981), bei der Ratte am 13. Tag, beim Schwein am 26. Tag und beim Menschen am 42. Tag (WAITES et al., 1985). In der Fetalentwicklung zeigt sich zwischen Sertolizelle und Gonozyten eine enge Beziehung:

Einzelne angeordnete Gonozyten sind umgeben von Gruppen aus Sertolizellen, v.a. in den inneren Teilen der fetalen Geschlechtsstränge (GONDOS et al., 1973).

Unreife Sertolizellen, lassen sich hierbei morphologisch gut von Gonozyten differenzieren:

Ihr runder, basal liegender Kern zeigt relativ glatte Kontur und große Ansammlungen von peripherem Randchromatin (GONDOS, 1977; CHEVALIER, 1978; ANDERSEN et al., 1981; SCHULZE, 1984).

Das Zytoplasma ist reich an Ribosomen (GONDOS, 1977; CHEVALIER, 1978) und enthält variierende Mengen an Lipid (GONDOS, 1977)

Es zeigt ebenfalls wenige längliche Mitochondrien mit lamellären Cristae (CHEVALIER, 1978; ANDERSEN et al., 1981), mäßige Mengen RER als lange, parallel angeordnete Stränge (GONDOS, 1977; CHEVALIER, 1978), sowie vereinzelt glattes endoplasmatisches Retikulum (CHEVALIER, 1978).

Öfters sieht man phagozytierte Gonozyten im apikalen Zytoplasma (HADZISELIMOVIC, 1976).

Die enge Beziehung zwischen Keimzell- und Nicht-Keimzell-Elementen setzt sich auch postnatal während einer relativ langen Periode fort (GONDOS et al., 1973). Mit Ausnahme der Ratte, bei der die Verbindung nur um die Geburt besteht, bleiben Sertolizellen mit Präspmatogonien beim Schaf und Schwein 3-4 Monate und beim Menschen ca. 10-12 Jahre verbunden (WAITES et al., 1985).

Während der postnatalen Entwicklung machen praktisch alle funktionellen Merkmale der Sertolizelle Veränderungen durch (WAITES et al., 1985). Die mitotische Aktivität der Sertolizelle ist am ausgeprägtesten während der fetalen und frühen postnatalen Periode (STEINBERGER/STEINBERGER, 1977).

Im Gegensatz zu anderen Tieren, bei denen die Mitoseaktivität nach der Geburt schnell absinkt, bei der Ratte mit 14-15 Tagen p.p., beim Kaninchen mit 55-57 Tagen p.p. (GONDOS, 1980), bleibt diese beim Rind während einer langen postnatalen Periode (ca. 20 Wochen) erhalten (SINOWATZ/AMSELGRUBER, 1986).

Während der Pubertät kommt es zur Umbildung von Sertolizellen mit Ausbildung ihrer charakteristischen Eigenschaften:

Die Zelle nimmt an Volumen zu und entwickelt Zytoplasmafortsätze. Der Kern verändert seine Lage, wird gelappt und entwickelt typische Nukleolusmodifikationen. Weiterhin proliferieren AER-Membranen und speziesspezifische Eigenarten der Zelle beginnen sich auszudifferenzieren (HADZISELIMOVIC/SEGUCHI, 1974; WROBEL/DIERICH, 1975; GONDOS, 1977; SCHULZE, 1984).

B. SPEZIESBEZOGENE ANZAHL DER SERTOLIZELLEN

Rothirsch:	340 - 460 x 10 ⁶	(HOCHEREAU-DE REVIERS/ LINCOLN, 1978)
Ratte:	- 54 x 10 ⁶	(HOCHEREAU-DE REVIERS/ COUROT, 1978)
Schaf:	6 x 10 ⁶	(HOCHEREAU-DE REVIERS/ COUROT, 1978)
Rind:	7 - 9 x 10 ⁶	(CURTIS/AMANN, 1981)
Hengst: (adult)	2,8 - 3,8 x 10 ⁶	saisonal unterschiedlich (JOHNSON/THOMPSON, 1983)
Mann:		
(20-48 Jahre)	500 x 10 ⁶	altersbezogener Abfall
(50-85 Jahre)	300 x 10 ⁶	(JOHNSON et al., 1984)

Die fixe Zahl der Sertolizell-Stammzellpopulation beim Adulten ist u.a. stark abhängig von der Zunahme der Sertolizell-Population während der präpubertalen Periode (HOCHEREAU-DE REVIERS/COUROT, 1978; DE REVIERS et al., 1980).

Eine Besonderheit zeigt sich beim adulten Hengst, der die Fähigkeit besitzt, Größe und funktionellen Status der Sertolizell-Population saisonal zu variieren (JOHNSON/THOMPSON, 1983; JOHNSON, 1985; JOHNSON/NGUYEN, 1986).

Es wurden bis zu 36% größere Sertolizell-Zahlen während der Zuchtsaison festgestellt (JOHNSON/THOMPSON, 1983). Möglicherweise stellt dies einen Mechanismus dar, durch welchen Pferde die Spermienproduktionsrate regulieren (JOHNSON, 1985).

Ein vergleichbarer Jahreszyklus der Sertolizellen konnte weder beim Schaf (LAFORTUNE et al., 1984; HOCHEREAU-DE REVIERS et al., 1985), noch beim Rothirsch (HOCHEREAU-DE REVIERS/LINCOLN, 1978) nachgewiesen werden.

C. ALLGEMEINE TOPOGRAPHIE DER SERTOLIZELLE IM KEIMEPITHEL UND DIE KOMPARTIMENTIERUNG DER KEIMZELLEN

Spermatogonien und junge Spermatozyten teilen sich die Lage mit den Sertolizellen auf der Basallamina.

Die Zellen haben freien Zugang zu Nährstoffen, sowohl aus dem Lymph-, als auch aus dem Blutsystem, und liegen im **basalen Kompartiment** (RUSSELL, 1980).

Im Bereich über den Spermatogonien und jungen Spermatozyten treffen sich benachbarte Sertolizellen und bilden zahlreiche Reihen von occluding junctions (GILULA et al., 1976), die das morphologische Äquivalent der Blut-Hoden-Barriere darstellen (DYM/FAWCETT, 1970).

(Siehe auch Kapitel: BLUT-HODEN-BARRIERE).

Im Laufe ihrer sukzessiven Lageveränderung in Richtung Lumen werden die jungen Spermatozyten (Leptotän, Zygotän) schließlich in einem Bereich angetroffen, in dem occluding junctions sowohl über, als auch unter ihnen existieren.

In diesem sogenannten **intermediären Kompartiment** (RUSSELL, 1977b; RUSSELL, 1978b; RUSSELL, 1980) können sich die Zellen vom einen zum anderen Kompartiment bewegen, ohne daß die Integrität der Blut-Hoden-Schranke unterbrochen wird.

Die Sertoli-Sertoli-Bindungen über den jungen Spermatozyten trennen diese von den reifen Spermatozyten und allen nachfolgenden Keimzellstadien (meiotische und postmeiotische Zellen).

Diese liegen isoliert vom freien Zugang zum Blut- und Lymphsystem im **adluminalen Kompartiment** des Keimepithels (RUSSELL, 1980).

D. SPERMATION

Während der Kern- und Zytoplasmaverlängerung der Spermatide ändert diese grundlegend ihre Lage in Bezug auf die Sertolizelle:

Der Kern der Spermatide bewegt sich zur Zelloberfläche und steht nun dem Sertolizell-Zytoplasma gegenüber, während dieser eingebettet wird in einen engen Rezessus des Sertolizellstammes (RUSSELL, 1980).

Der Rezessus vertieft sich, wenn sich die Keimzellen verlängern (SAPSFORD et al., 1969). Kurz vor Beginn der Spermiation liegen die Spermatiden in tiefen Sertolizell-Krypten (RUSSELL, 1984).

Hierbei liegt der akrosomale Teil der Spermatide in einem Mantel aus ektoplasmatisch differenziertem Sertolizell-Zytoplasma (RUSSELL, 1980; RUSSELL, 1984).

Zahlreiche fingerartige Fortsätze der Sertolizelle penetrieren das Spermatiden-Zytoplasma, welches das Schwanzmittelstück umgibt. Diese **penetrierenden Fortsätze** enthalten zahlreiche Organellen (RUSSELL, 1980).

(Siehe hierzu Kapitel: EKTOPLASMATISCHE SPEZIALISIERUNGEN ZWISCHEN SERTOLIZELLEN UND KEIMZELLEN/ANDERE POTENTIELLE BINDUNGEN).

Was den Zeitpunkt des Verschwindens von penetrierenden Prozessen anbelangt, wurden tierartliche Unterschiede beobachtet.

Studien von NICANDER (1967) zeigen ihr Auftreten bei Kaninchen, Rind und Meerschweinchen bis zur Bildung des Schwanzmittelstückes.

Bei Opossum, Ratte und Affe beobachtet man diese bis zum Ende der raschen Aufstiegsphase der Spermatiden (RUSSELL, 1984).

Bei Bandicoot und Schaf bleiben diese als Restkörper bestehen (SAPSFORD/RAE, 1969).

In Vorbereitung für ihr Freiwerden bewegen sich die Spermatiden lumenwärts unter Beibehaltung ihrer Anordnung. Die

sie umhüllende Sertolizell-Krypte flacht sich ab, es kommt zum Auftreten von tubulobulbären Komplexen.

Bei weiterer lumenwärtiger Bewegung der Spermatide schließt sich das den Schwanz umgebende Zytoplasma im Tubulus zum **Zytoplasmalappen** zusammen, der durch einen **Spermatidenstiel** am **Vorläufer-Zytoplasmatropfen** der Spermatide befestigt ist. Der Sertolizell-Körper kontrahiert sich und bildet einen **Sertolizell-Zytoplasmastiel**, der ausläuft in den apikalen **Sertolizell-Fortsatz**.

Während dieser Phase sind ektoplasmatische Spezialisierungen und penetrierende Fortsätze der Sertolizelle nicht mehr vorhanden.

Im weiteren Verlauf der Spermiation zieht sich der apikale Sertolizell-Fortsatz immer weiter vom Spermatidenkopf zurück und der Spermatidenstiel verlängert sich.

Danach tritt die Loslösung des Spermiums auf durch

1) Trennung von apikalem Sertolizell-Fortsatz und Spermatiden-Kopf und 2) durch den Bruch des Spermatidenstiels.

Das dadurch freigegebene Spermatiden-Zytoplasma wird als **Restkörper**, das geringe Zytoplasma, welches den Schwanz der Spermatide umgibt, als **Zytoplasmatropfen** bezeichnet (RUSSELL, 1980; RUSSELL, 1984).

Dieses allgemeine Muster der Sertoli-Keimzellbeziehung im Verlauf der Spermiation ist - mit einigen Abweichungen - typisch für alle Säugetierspezies (RUSSELL, 1980).

E. DIE FUNKTIONELLE BEDEUTUNG DER SERTOLIZELLE

Der Sertolizelle wurden zahlreiche funktionelle Aktivitäten zugeschrieben. Viele davon sind augenfällig und überzeugend belegt, andere mehr hypothetischer Natur (PLOEN/RITZEN, 1984).

1. Stützzellen:

Sertolizellen bilden das Gerüst für die Befestigung der Keimzellen im Inneren des Tubulus semimiferus (STEINBERGER/STEINBERGER, 1977; BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981; SCHULZE, 1984 u.a.).

2. Nährfunktion:

Sertolizellen versorgen die Keimzellen mit Nährstoffen aus dem Blut (STEINBERGER/STEINBERGER, 1977; SCHULZE, 1984).

3. Beteiligung an der Bewegung der Keimzellen von der Tubulusbasis zum Lumen:

(BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981; SCHULZE, 1984; EKSTEDT et al., 1986)

4. Physikalische Trennung und Kompartimentierung der Keimzellen:

(VILAR et al., 1962; DYM/FAWCETT, 1970; ROSS, 1970; RUSSELL, 1977b; RUSSELL, 1978b; RUSSELL, 1980);
(Siehe hierzu Kapitel: ALLGEMEINE TOPOGRAPHIE DER SERTOLIZELLEN IM KEIMEPITHEL UND KOMPARTIMENTIERUNG DER KEIMZELLEN).

5. Aktive Beeinflussung der Vorgänge während der Spermatogenese (RUSSELL, 1980) und Beteiligung am Freiwerden der reifen Spermatiden in das Tubuluslumen (SCHULZE, 1984). (Siehe hierzu Kapitel: SPERMIATION)

Zahlreiche morphologische Gesichtspunkte weisen darauf hin, daß die Sertolizelle die "Schlüsselzelle" bei der Regulation der Spermatogenese darstellt (PLOEN/RITZEN, 1984).

Mehrere Keimzelltypen koexistieren im Tubulus seminiferus zu einer speziellen Zeit, jeder Zelltyp ist mit dem anderen hoch synchronisiert (LEBLOND/CLERMONT, 1952).

Der Sertolizelle wird die Fähigkeit zugeschrieben, die komplexen Entwicklungsfolgen im Tubulus so zu koordinieren, daß keine Abweichung vom genauen Verbindungsmuster auftritt (RUSSELL, 1980).

6. Bildung und Aufrechterhaltung der Blut-Hoden-Barriere mit all ihren Funktionen.

(Siehe entsprechendes Kapitel).

7. Sekretion einer intratubulären Flüssigkeit, welche den Transport der Spermatozoen vermittelt.

Diese ist reich an Inositol und Glutamat, ebenfalls Produkte der Zelle (SCHULZE, 1984) und hat eine von Blut und Lymphe abweichende Zusammensetzung (STEINBERGER/STEINBERGER, 1977).

Der Sekretionsbeginn tritt auf mit der Entwicklung von spezialisierten Bindungskomplexen zwischen benachbarten Sertolizellen (STEINBERGER/STEINBERGER, 1977).

8. Phagozytose

Sertolizellen sind sehr aktive Phagozytose-Zellen und zeigen diese Fähigkeit insbesondere zur Zeit der Spermiation, (PLOEN/RITZEN, 1984).

Im normalen Hoden gibt es stets zugrundegegangene Keimzellen (ROOSEN-RUNGE, 1962) die dann von der Sertolizelle phagozytiert werden (PLOEN/RITZEN, 1984). Diese Fähigkeit, degenerierte Keimzellen, Restkörper, sowie injizierte Partikel zu verdauen, wurde in vivo beschrieben durch CLEGG und MCMILLAN (1965); SAPSFORD et al. (1969) und LACY (1962).

Der Verdauungsvorgang des phagozytierten Materials durch Lysosomen läuft sehr schnell ab und ist in seinen Einzelheiten noch nicht eindeutig geklärt.

Es wird angenommen, daß eine Vielzahl des Materials wiederverwendet wird (PLOEN/RITZEN, 1984). So sollen die verdauten, an Lipiden reichen Restkörper als Vorläufer der

Steroidbiosynthese der Sertolizelle dienen (LACY, 1962; LACY, 1967).

9. Synthese und Sekretion verschiedener Proteine:

Androgen-binding-Proteine (ABP)

Seine Funktion ist noch nicht zufriedenstellend erklärt, da es nicht bei allen Spezies erscheint (SCHULZE, 1984).

Es wurde entdeckt bei der Ratte als spezielles Protein der Sertolizelle (HANSSON et al., 1976).

Es dient als Indikator der metabolischen Aktivität der (Sertolizelle (HAGENÄS/RITZEN, 1976), sowie als postnataler Marker für die Proteinsekretion der Sertolizelle (WAITES et al., 1985).

Die ABP-Produktion steht unter Kontrolle von FSH (LÜDERS, 1976; STEINBERGER/STEINBERGER, 1977; MEANS et al., 1980; DEPHILLIP et al., 1982).

Man hat festgestellt, daß einige der von Myoidzellen sezernierten Proteine die ABP-Sekretion der Sertolizelle beeinflussen (TUNG/FRITZ, 1980; HUTSON/STOCCO, 1981).

Bei der Ratte wurden zusätzlich andere Proteine in Sertolizell-Kulturen gefunden, darunter:

Plasmiogenaktivator, eine Gewebsproteinase (LACROIX et al., 1977), Sulfoproteine (ELKINGTON/FRITZ, 1980), Transferrinartige Proteine (SKINNER/GRISWOLD, 1980), ein Mitose bewirkendes Polypeptid (FEIG et al., 1980; WRIGHT et al., 1981), sowie weitere unidentifizierbare Proteine (ROMMERTS et al., 1978).

10. Anti-Müller-Hormon (AMH)-Produktion und Sekretion

AMH wird produziert durch fetale und neonatale Sertolizellen (PRICE, 1979; DONAHOE et al., 1977; BLANCHARD/JOSSO, 1974; BYSKOV, 1986), zur männlichen Geschlechtsdifferenzierung (TRAN et al., 1977).

Der Sekretionsbeginn erscheint relativ spät während des Entwicklungsprozesses der Sertolizelle (JOSSO/PICARD, 1986), z. B. beim Schwein mit 27 Tagen p. c. (TRAN et al.,

1977), bei der Ratte mit 16 Tagen (WAITES et al., 1985) und beim Rind mit 43 Tagen p. c. (TRAN/JOSSO, 1982).

Bei allen Säugetierspezies geht die AMH-Produktion der Sertolizelle konform mit der Bildung der Tubuli semimiferi (JOSSO/PICARD, 1986).

Eine maximale AMH-Produktion zeigt sich während der Fetalperiode zu Zeit der physiologischen Regression der Müller-schen Gänge (JOSSO/PICARD, 1986).

Plateaus erscheinen z. B. beim Rind mit 50-80 Tagen (TRAN/JOSSO, 1982).

AMH wurde lokalisiert im Zytoplasma von fetalen (TRAN/JOSSO, 1982) und postnatalen Rinderzellen (VIGIER et al., 1983; HAYASHI et al., 1984). Es ist in hohen Konzentrationen in Zisternen des rauhen endoplasmatischen Retikulums nachgewiesen worden (TRAN/JOSSO, 1982).

Nach der Geburt bleibt die AMH-Produktion während der ersten postnatalen Tage relativ stabil. Danach erfolgt progressiver Abfall bis zum Verschwinden der Aktivität vor den ersten morphologischen Anzeichen der pubertären Reifung (JOSSO/PICARD, 1986).

Bei der Ratte geht die AMH-Aktivität während der zweiten Lebenswoche verloren (PICON, 1970; DONAHOE et al., 1976), beim Schwein mit 70 Tagen (TRAN et al., 1981) und beim Rind mit 10-12 Wochen (DONAHOE et al., 1977; VIGIER et al., 1983).

Der zugrundeliegende Mechanismus für den fortschreitenden postnatalen Abfall der AMH-Produktion ist noch nicht bekannt (JOSSO/PICARD, 1986).

Man nimmt an, daß die sinkende AMH-Aktivität ein erstes Zeichen der funktionellen Sertolizell-Reifung darstellt (TRAN et al., 1981; JOSSO/PICARD, 1986).

11. Laktatproduktion der Sertolizelle zur energetischen Ausstattung der Keimzellen (JUTTE et al., 1982; MITA et al., 1982)

12. Inhibinproduktion

Sowohl Sertolizellen als auch Leydigische Zwischenzellen haben endokrine Funktion und werden gesteuert von gonadotropen Hormonen (SCHULZE, 1984).

Inhibin inhibiert selektiv die Freigabe von FSH mittels negativen Feedbackmechanismus (LUMPKIN et al., 1981) und spielt somit eine wichtige Rolle bei der Regulation der FSH-Sekretion (STEINBERGER/STEINBERGER, 1977).

Seine Existenz wurde von zahlreichen Autoren bestätigt (SETCHELL et al., 1977; DE JONG, 1979; DEMOULIN et al., 1979).

13. Die Sertolizelle ist Zielzelle für die regulatorischen Effekte vieler Hormone und Wachstumsfaktoren (BUCKLAND-NICKS/CHIA, 1986)

Dies wurde nachgewiesen für Insulin (OONK et al., 1985), insulinartige Wachstumsfaktoren (BORLAND et al., 1984), sowie für Proteine, welche von peritubulären Zellen produziert werden (SKINNER/FRITZ, 1985).

Seit langem ist bekannt, daß die Spermatogenese unter Doppelkontrolle von FSH und Testosteron steht (SCHULZE, 1984). Die Wirkung dieser Hormone auf ihre Erfolgsorgane wird durch die Sertolizellen vermittelt (SAEZ et al., 1983; BEHNAMED et al., 1984), da nur sie die passenden Rezeptoren hierfür besitzen (FRITZ, 1978).

STEINBERGER und STEINBERGER (1977) bezeichnen die Sertolizelle als den "primären Sitz der FSH-Aktion".

Darüberhinaus besteht zwischen Sertolizellen und den Leydigischen Zwischenzellen ein lokaler Kontrollmechanismus (AOKI/FAWCETT, 1978; SHARPE et al., 1981).

In unreifen Sertolizellen wurde Östrogenproduktion aus Testosteron nachgewiesen (DORRINGTON/ARMSTRONG, 1975; DORRINGTON et al., 1978).

Sertolizellen kontrollieren die Freigabe von Androgenen der Leydigischen Zwischenzellen mittels eigens produzierten Östrogenen (VAN DER MOLEN et al., 1979), da diese in der Lage sind, Testosteron direkt zu hemmen (VAN BEURDON et al., 1978).

F. DIE BLUT-HODEN-BARRIERE

1. ENTWICKLUNG

Die Entwicklung von Zonulae occludentes (tight junctions) wurde insbesondere untersucht bei der Ratte (VITALE-CALPE et al., 1973; GILULA et al., 1976; MEYER et al., 1977) aber auch bei anderen Spezies (Hund: CONNELL, 1980; Maus: NAGANO/SUZUKI, 1976, u.a.).

Bei präpubertalen Tieren permeiiert Lanthanum frei zwischen allen Zellen des Keimepithels (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Nach den Untersuchungen von GILULA et al (1976) und MEYER et al (1977) bei der Ratte fehlen "occluding junctions" beim unreifen Hoden, jedoch sind typische spaltförmige Verbindungen (Gap junctions) zwischen Sertolizellen im allgemeinen vorhanden.

Diese verschwinden allmählich mit dem nachfolgenden vermehrten Auftreten von tight junctions und sind bei der adulten Ratte als "atypische Gap junctions" zwischen tight junctions eingeschoben (GILULA et al., 1976).

Die Bildung von tight junctions geht im allgemeinen einher mit dem Beginn der Spermatogenese (RUSSELL/PETERSON, 1985) während der Pubertät (GILULA et al., 1976).

Ihre Entwicklung ist nicht abhängig von der Anwesenheit von Keimzellen (VITALE-CALPE, 1975) oder direkten hormonalen Einflüssen (VITALE-CALPE et al., 1973), sondern steht vielmehr in engem Zusammenhang mit der Entwicklung des Tubuluslumens und dem Beginn der Flüssigkeitssekretion (Ratte: GILULA et al., 1976; Nerz: PELLETIER, 1986; Rind: SINOWATZ/AMSELGRUBER, 1986).

Eine funktionierende Blut-Hoden-Barriere ist bei der Ratte mit ca. 20 Tagen p.p. (MEYER et al., 1977); GILULA et al., 1976), bei der Maus mit 10-16 Tagen p.p., beim Kaninchen mit 60-65 Tagen p.p. (GONDOS, 1980) und beim Hund ab der 20. Woche p.p. (CONNELL, 1980) und beim Rind zwischen 24.-

28. Woche (CURTIS/ AMMAN, 1981; SINOWATZ/AMSELGRUBER, 1986) zu beobachten.

Beim Schwein sind die Komplexe mit dem 140. Tag p. p. vollständig ausdifferenziert (DIERICHS/WROBEL, 1975).

2. BEDEUTUNG

1. Erhaltung der strukturellen Integrität des Keimepithels, da tight junctions stark haftende Strukturen darstellen (NEAVES, 1977).
2. Kompartimentierung des Keimepithels in einen basalen und adluminalen Teil zur räumlichen Trennung von unterschiedlich entwickelten Keimzellstadien (DYM/ FAWCETT, 1970; DYM, 1973)
3. Aufbau und Aufrechterhaltung eines Osmosegradienten zwischen Gewebsflüssigkeit und Tubulusflüssigkeit. Dieser ermöglicht den Flüssigkeitstransport durch den Tubulus und ist somit essentiell zur sekretorischen Funktion der Sertolizelle (SETCHELL, 1970; FAWCETT, 1974; GILULA et al., 1976).
4. Schutz der Keimzellen vor Umgebungstoxinen und Mutagenen (NEAVES, 1977).
Im Gegensatz zu Sertolizellen, die relativ resistent sind gegenüber toxischen Agentien, erweisen sich Spermatiden als hochempfindlich und zeigen sehr schnell Degenerationen (KAYA/HARRISON, 1976).
5. Schutz des Keimepithels vor immunologischen Schäden (DYM/FAWCETT, 1970).
Die Blut-Hoden-Barriere verhindert den Kontakt zwischen reiferen und unreiferen Keimzell-Stadien. Spermatozyten in pachytänen Stadien der meiotischen Prophase, sowie alle nachfolgenden Entwicklungsstadien weisen spezifische Oberflächenantigene auf, welche im Organismus eine Immunantwort auslösen können (PLOEN/RITZEN, 1984; EKSTEDT et al., 1986).

6. Aufrechterhaltung einer günstigen Spermatogeneseumgebung.

Eine der Hauptfunktionen der Blut-Hoden-Barriere besteht in der Errichtung und Aufrechterhaltung eines Mikromilieus im adluminalen Kompartiment.

Die chemische Zusammensetzung der Flüssigkeit unterscheidet sich hier von derjenigen außerhalb der Barriere (PLOEN/RITZEN, 1984; EKSTEDT et al., 1986). Somit wird ein adäquates Milieu geschaffen, welches essentiell für die weitere Entwicklung der Keimzellen erscheint (SETCHELL, 1970; SETCHELL, 1980).

7. Wanderung von Keimzellen.

Die Integrität der Barriere wird selbst dann sichergestellt, wenn die Spermatozyten in die Prophase eintreten und sich ins adluminale Kompartiment bewegen (SCHULZE, 1984).

Die "Inter-Sertolicell-occluding junctions" haben die Fähigkeit, sich zeitweise zu öffnen und so die neu gebildeten Spermatozyten ins adluminale Kompartiment zu transportieren (NICANDER, 1967; OSMAN/PLOEN, 1978).

Hierbei sind die Bindungen niemals auf ihrer ganzen Länge offen, sondern die basalen Teile der tight junction schließen sich wieder, bevor die Spermatozyten das adluminale Kompartiment erreichen (PLOEN/RITZEN, 1984).

Der Prozess wird von TOYAMA (1976) auch als "Zipper up" beschrieben.

Somit besteht während einer kurzen Periode jedes Zyklus ein Übergangs- oder intermediäres Kompartiment (RUSSELL, 1977b; RUSSELL, 1978b), welches während der Keimzell-Wanderung die Kontinuität der Barriere sicherstellt (DYM/CAVICCHIA, 1977)

Als speziesspezifische Besonderheit wurde beim adulten Nerz ein zyklischer Verfall der Blut-Hoden-Barriere festgestellt. Es zeigen sich bei dieser Spezies saisonale Veränderungen der Sertolizell-Zytologie im Zusammenhang mit rhythmischer Lumenentwicklung bzw. Lumenverschluß.

Die Beobachtungen ergaben, daß die vorübergehende Durchlässigkeit der Barriere während der Ruhephase keine Autoimmunantwort hervorrufen kann, die groß genug wäre, das Tubulusepithel zu zerstören (PELLETIER, 1986).

G. MORPHOLOGIE DER SERTOLIZELLE

1. ALLGEMEINE MORPHOLOGIE

Bei allen Säugetieren treten im Keimepithel neben der Keimzell-Population auch Nicht-Keimzell-Elemente auf, die unterschiedlich benannt werden als "Nährzellen", "Tragezellen", "Stützzellen" oder auch mehr allgemein charakterisiert sind durch das Eponym "Sertolizellen" (RUSSELL, 1980).

Sertolizellen sind die einzigen somatischen Zellen des Keimepithels (STEINBERGER/STEINBERGER, 1977; SCHULZE, 1984; EKSTEDT et al., 1986).

Es handelt sich bei sexuell adulten Tieren um eine sezählende, nicht poliferierende Zellpopulation (PLOEN/RITZEN, 1984).

Mitosen erscheinen nur beim unreifen Hoden (CLERMONT/PEREY, 1957; STEINBERGER/STEINBERGER, 1971), während der fetalen und postnatalen Periode.

Die Mitosen enden vor oder mit Beginn der Pubertät (FLICKINGER, 1967; BYSKOV, 1986).

Während der Pubertät kommt es zur Enddifferenzierung mit Erhalt der adulten Form und der Funktionen.

Bei saisonal östrischen Tieren variiert die Sertolizell-Morphologie saisonal (PLOEN/RITZEN, 1984).

Beim adulten, sexuell aktiven Säugetier erstrecken sich die Sertolizellen als hochprismatische Zellen mit ca. 70-80 μm Höhe und ca. 25 μm Breite (RUSSELL, 1980) zwischen Basalmembran und Tubuluslumen. Diese sitzen mit ihrer breiten Basis der Basalmembran auf. Ihre Außenlinie ist extrem unregelmäßig geformt (PLOEN/RITZEN, 1984).

Das Huhn hat im Vergleich zu anderen Säugetieren eine weniger breite Kontaktfläche der Sertolizelle zur Basalmembran (OSMAN et al., 1980).

Vom Hauptstamm der Sertolizelle erstrecken sich die apikalen 2/3 als zahlreiche lange, dünne, laterale Fortsätze

mit Verzweigungen, welche die Keimzellen umgeben (RUSSELL, 1980; SCHULZE, 1984).

Die Spermatogonien mit direktem Kontakt zur Basalmembran werden vollständig von anderen Keimzellen durch Sertolizell-Zytoplasma getrennt (PLOEN/RITZEN, 1984).

Das apikale Zytoplasma verjüngt sich sanduhrartig mit septierten, lappenartigen Fortsätzen bis in das Tubuluslumen hinein (LÜDERS, 1976). Die reifen Spermatiden ragen in tiefe Einbuchtungen des Sertolizell-Zytoplasmas (SCHULZE, 1984).

Mehrere Autoren beschreiben **zwei heterogene Sertolizell-Populationen:**

CHEVALIER (1978) unterscheidet beim Schwein Typ A-Zellen mit hellem Kern und typischer Sertolizellstruktur, sowie Typ B-Zellen mit dunklem Kern und vorwiegend basaler Lage.

Von LÜDERS (1976) werden zwei morphologisch unterschiedliche Aktivitätstypen der Sertolizelle beim Menschen beobachtet:

Ein dunkler, organellenreicher, aktiver Typ mit verstärktem Enzymmuster, der engen Kontakt zu den Keimzellen aufweist, sowie ein heller Typ ohne Keimzellkontakt.

Helle und dunkle Sertolizellen wurden auch von BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, (1981) beim Rind, sowie beim embryonalen Meerschweinchen (BLACK/CHRISTENSEN, 1969) beobachtet.

2. DAS ZYTOPLASMA

2.1 SERTOLIZELLKERN

- LAGE

Der Kern liegt im basalen Teil der Sertolizelle, oft eng benachbart zur Basalmembran, obwohl er bei einigen Spezies, z. B. Mensch, eine mehr apikale Lage zeigt, in der Regel auf Höhe der zweiten Keimepithellage (SCHULZE, 1984).

Seine Längsachse steht entweder parallel oder senkrecht zur Basalmembran (PLOEN/RITZEN, 1984).

Beim Schwein nimmt er größere Anteile des basalen Zytoplasmas ein, mit einer Längsachse parallel zur Basallamina (OSMAN/PLOEN, 1978).

Beim Hund liegt er in der Saison basal und wird außerhalb der Saison lumenwärts verlagert (ANDERSEN et al., 1981). Seine Längsachse liegt bei basaler Lage parallel zur Basalmembran; mehr lumenwärts liegende Kerne liegen senkrecht zur Basalmembran (CONNELL, 1974).

Die Kernverlagerung lumenwärts während der Sexualruhe ist ebenfalls ein typisches Merkmal bei saisonalen Nagern (SAR et al., 1975, HODGSON et al., 1979).

Sie wird möglicherweise als Ergebnis einer reduzierten Anzahl von Keimzellen gewertet (ANDERSEN et al., 1981). Beim Huhn liegen die Kerne über den Spermatogonien (OSMAN et al., 1980).

- FORM

Bei den meisten Spezies zeigt er unregelmäßige Form und Größe (GARDNER/HOLYOKE, 1963; COOKSEY/ROTHWELL, 1973; DYM, 1973; FAWCETT, 1975; OSMAN/PLOEN, 1978; OSMAN, 1979; SCHULZE, 1984). Beim Rind variieren die Formen von oval bis dreieckig (ZIBRIN, 1972), auch beim Menschen werden ovaläre (LÜDERS, 1976) bis elliptische (NAGANO, 1966) Formen beschrieben.

CHEVALIER (1978) klassifiziert zwei unterschiedliche Sertolizell-Typen mit unterschiedlichen Kernformen beim Schwein, den A-Typ, dessen Kern dem der anderen Säugetiere ähnelt und den B-Typ mit dreieckiger Form und elektronendichterem Erscheinungsbild.

Beim Hund dominieren gebogene Formen in der Zuchtsaison, außerhalb der Zuchtsaison erscheint der Kern nur wenig gewunden (ANDERSEN et al., 1981).

Bei allen Spezies erscheint der Kern mehr oder weniger tief eingekerbt (FAWCETT/BURGOS, 1956; SCHMIDT, 1964; NAGANO, 1966; COOKSEY/ROTHWELL, 1973; CONNELL, 1974; LÜDERS, 1976; OSMAN/PLOEN, 1978; CHEVALIER, 1978, SCHULZE, 1984) und bei einigen stark lobuliert (FAWCETT, 1975); so

ist er zum Beispiel beim Affen oft zu bizarren Formen eingefaltet (DYM, 1973).

Beim Rind zeigt die sehr unregelmäßige Außenlinie zahlreiche tiefe Einkerbungen (ZIBRIN, 1972; BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1979). In ihrem Innern zeigt das Sertolizell-Zytoplasma unterschiedliche Mengen freier und membrangebundener Ribosomen und Polyribosomen (ZIBRIN, 1972).

Die Lamina fibrosa, welche auch bei anderen Zelltypen die Kernhülle an der inneren Oberfläche unterlagert, ist bei Sertolizellen nur fein ausgebildet oder fehlt vollständig (FAWCETT, 1975). Beim Menschen ist sie vorhanden (BUSTOS-OBREGON/ESPONDA, 1974).

Kernporen sind in durchschnittlicher Menge vorhanden (FAWCETT, 1975). Beim Affen sind sie zahlreich und gleichmäßig verteilt mit einem Abstand von 30 nm (DYM, 1973).

Karyosomen und periphere Heterochromatin-Anhäufungen, welche die Kerne der meisten somatischen Zellen charakterisieren, fehlen weitgehend (FAWCETT, 1975) oder sind nur geringfügig an der inneren Kernmembran angeheftet (FAWCETT/BURGOS, 1956; DYM, 1973; FAWCETT, 1975; OSMAN/PLOEN, 1978; OSMAN, 1979; ANDERSEN et al., 1981).

Beim Hund zeigt sich jedoch außerhalb der Zuchtsaison eine ausgeprägte Heterochromatinrandbildung (ANDERSEN et al., 1981).

Das Nukleoplasma erscheint homogen (STEINBERGER/STEINBERGER, 1977; OSMAN/PLOEN, 1978; SCHULZE 1984) und besteht aus großen Anteilen von feinem, fibrogranulärem Euchromatin (FAWCETT, 1975).

Die geringe Menge an Heterochromatin spricht für die Syntheseaktivität der Sertolizelle und ihre große funktionelle Vielseitigkeit (FAWCETT, 1975).

- NUKLEOLUS

Der Nukleolus der meisten Spezies zeigt Netzstruktur (NICANDER, 1963; CONNELL, 1974).

Bei vielen Spezies ist er groß, markant und besitzt dreigeteilter Struktur (Mensch: FAWCETT/BURGOS, 1956; SCHULZE, 1984; Maus: GARDNER/HOLYOKE, 1964; FLICKINGER, 1967; Schwein: OSMAN/PLOEN, 1978).

Die Struktur besteht aus (BUSTOS-OBREGON/ESPONDA, 1974; FAWCETT, 1975):

- 1.) Kompakte Masse von elektronendichten Granula
= pars granularis
- 2.) Lockere Stränge des gleichen Materials
= pars fibrillaris
- 3.) Runde Ansammlungen von weniger dichten Granula
= pars amorpha.

Beim Menschen treten regelmäßig nukleusassoziierte Kernkörper (Durchmesser 0,4-0,9 μm) auf. Diese bestehen aus dicht gepackten Granula (15-20 nm) im Inneren einer mikrofibrillären Kapsel (SCHULZE, 1984).

Bei den meisten Spezies erscheint das Kernkörperchen als einzelner, dreigeteilter nukleärer Apparat (bestehend aus einem zentralen Teil mit netzartiger Struktur, dem eigentlichen Nukleolus), flankiert von zwei lateral assoziierten Körpern, gewöhnlich kompakt und homogen.

Diese werden auch als **Satellitenkaryosomen**, **heteropyknotische Körper** oder auch als **perinukleäre Kugeln** bezeichnet.

Die funktionelle Bedeutung der Dreiteilung ist nicht bekannt (FAWCETT, 1975; PLOEN/RITZEN, 1984).

Eine spezielle Nukleolusausdifferenzierung wurde beim Rind nachgewiesen (ZIBRIN, 1972; BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1979).

Bei dieser Spezies ist der Nukleolus sehr charakteristisch ausgebildet und wird auch als sogenannter "**multivesikular nuclear body**" (ZIBRIN, 1972) bezeichnet.

Dieser setzt sich aus einer Anzahl kugeliger Vesikel variabler Größe (60 μm - 1 Mikron) zusammen, welche zu mehreren Hunderten eng aneinandergelagert sind (ZIBRIN, 1972).

Die Vesikel liegen eingebettet in eine elektronendichte, granuläre Substanz (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1979), sind

membrangebunden und erscheinen entweder optisch "leer" oder beinhalten Material von sehr geringer Elektronendichte im Inneren. Auf der äußeren Membranoberfläche der meisten Vesikel findet man Granula von ca. 15 nm Durchmesser (ZIBRIN, 1972). FAWCETT (1975) und PLOEN/RITZEN (1984) beschreiben diese als "winzige, ribosomenartige Granula". An der Peripherie der vesikulären Bildungen sitzen kugelförmige bis ovoide, stark elektronendichte, aus feinen Filamenten von ca. 5-7 nm Durchmesser bestehende "dunkle Anhängsel" (ZIBRIN, 1972). Satellitenheterochromatin fehlt (FAWCETT, 1975; PLOEN/RITZEN, 1984). Diese Nukleolusstruktur besitzt auch das Schaf (NICANDER, 1963; FAWCETT, 1975), sowie der afrikanische Büffel und möglicherweise viele andere Wiederkäuer (FAWCETT, 1975).

- KERNUMGEBUNG

Der Kern wird vollständig umgeben von einer engen Zytoplasmazone mit zahlreichen feinen Filamenten; er ist sonst frei von Organellen (Schwein: OSMAN/PLOEN, 1978; CHEVALIER, 1978; Affe: DYM, 1973; Rind: BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1979).

Es handelt sich um 7 nm dicke Filamente (DYM, 1973; BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1979). Beim Affen hat diese Zone eine Breite von 0,5 μm (DYM, 1973), beim Rind ca. 0,2 μm (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981).

Das kernnahe Zytoplasma zeigt lange Mitochondrien, parallel zur organellenfreien Zone verlaufend, sowie zahlreiche freie Ribosomen und flache RER-Kanäle (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1979).

Die perinukleäre, filamentreiche Zone dient möglicherweise als Stützelement oder ermöglicht einen schnellen Wechsel der Kernform (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA 1979).

2.2 ZYTOPLASMAORGANELLEN

2.2.1 MITOCHONDRIEN

Sie sind zahlreich vorhanden, in allen Teilen der Sertolizelle mit Ausnahme der dünnsten Zytoplasmafortsätze (PLOEN/RITZEN, 1984; Rind: EKSTEDT et al., 1986).

Bei Mensch (SCHULZE, 1974/1984), Affe (DYM, 1973), Rind (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981), zeigt sich basale Anhäufung (PLOEN/RITZEN, 1984).

Die basal liegenden Mitochondrien sind im allgemeinen rundlich und zufällig orientiert (FAWCETT, 1975; SCHULZE, 1984). Im Hauptstamm und in den Zytoplasmafortsätzen sind sie langgestreckt und schlank und verlaufen längsorientiert zur Zellachse (Schwein: OSMAN/PLOEN, 1978; Affe: DYM, 1973; Rind: EKSTEDT et al., 1986; BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981; Mensch: SCHULZE, 1984).

Beim Kaninchen findet man sie zahlreich in supranukleärer Position (OSMAN, 1979).

Die Mitochondrienmatrix ist mäßig dicht und enthält wenige Granula (FAWCETT, 1975), beim Huhn jedoch oft mit dunklen intramitochondralen Granula (COOKSEY/ROTHWELL, 1973).

Bei der Maus sieht man vesikuläre cristae (GARDNER/HOLYOKE, 1964).

Transverse lamellare cristae, die sich an der Spitze erweitern, werden beim Huhn gesehen (COOKSEY/ROTHWELL, 1973).

Beim Mensch sind Mitochondrien gelegentlich untereinander verbunden durch eine elektronendichte, intermembranöse Substanz von parakristalliner Anordnung (SCHULZE, 1984).

2.2.2 GOLGI-KOMPLEX

Diese Organelle besteht aus multiplen, von einander getrennten Golgi-Elementen, vereinzelt verteilt im basalen Zytoplasma und in supranukleärer Position (FAWCETT, 1975; STEINBERGER/STEINBERGER, 1977). Jeder Komplex besteht aus wenigen, kurzen, parallelen Zisternen mit assoziierten

kleineren Vesikeln (FAWCETT, 1975). SCHULZE (1984) beschreibt das Fehlen von typischen Sekretionsgranula beim Menschen, während assoziierte Membranvesikel beim Rind (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981) und Huhn (COOKSEY/ROTHWELL, 1973) beschrieben wurden.

Beim Kaninchen werden zahlreiche glatte und behüllte ("coated") Vesikel im Golgi-Feld nahe den lateralen Zellgrenzen gefunden (OSMAN, 1979).

Auch beim Schwein (OSMAN/PLOEN, 1978) findet man in der Nähe des Golgi-Apparates verschiedene membrangebundene Strukturen:

Stachelsaumvesicula, große, elektronendichte Körper, sowie multivesikuläre Körper. Teilweise zeigen die Vesikel Verbindung zu den Zisternenenden.

SCHULZE (1984) beschreibt den Golgi-Komplex des Menschen als zahlreiche Stapel paralleler Zisternen, welche sich von der perinukleären Region bis ins apikale Zytoplasma erstrecken. Gelegentlich findet sich in der Mitte der Stapel ein Zentriol (NAGANO, 1966; SCHULZE, 1984).

Beim Rind erscheinen mehrere kleinere Einheiten in Form von Dictyosomen vereinzelt in Kernnähe (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981; EKSTEDT et al., 1986).

Supranukleäre, multiple, getrennte Golgi-Stapel besetzen größere Zytoplasmabereiche des Schweines und zeigen einen Verlauf parallel zur Längsachse der Zelle. Die Zisternen haben gewundenen Verlauf, so daß der Stapel konkav und konvex erscheint (OSMAN/PLOEN, 1978).

Beim Huhn liegt der markante Golgi-Komplex supranukleär in Form von Stapeln abgeflachter Zisternen und Membranvesikeln (COOKSEY/ROTHWELL, 1973; OSMAN, 1981).

Der Golgi-Komplex der Sertolizelle erscheint nicht sehr aktiv im Vergleich zu Zellen mit extensiver merokriner Sekretion (PLOEN/RITZEN, 1984).

2.2.3 ENDOPLASMATISCHES RETIKULUM (ER)

Sowohl granuläre, als auch agranuläre Komponente sind vorhanden und stellen eines der auffallendsten Merkmale des Sertolizell-Zytoplasmas dar (FAWCETT, 1975; PLOEN/RITZEN 1984).

- Granuläres endoplasmatisches Retikulum (GER/RER)

Es liegt im basalen Zellteil (FAWCETT, 1975; PLOEN/RITZEN, 1984) und im Hauptrumpf (PLOEN/RITZEN, 1984), gewöhnlich in Form von Tubuli oder gelegentlich auch als Stapel von parallelen Zisternen (FAWCETT, 1975).

Beim Affen zeigt es sich reichlich basal, oft in paralleler Anordnung nahe des Kernes (DYM, 1973).

Auch beim Kaninchen finden sich lange RER-Zisternen, v.a. in Kernnachbarschaft (OSMAN, 1979); beim Menschen nur in geringen Mengen (NAGANO, 1966; SCHULZE, 1984) als Stapel paralleler Zisternen im basalen Zytoplasma (SCHULZE, 1984).

Das Schwein zeigt ebenfalls spärliche Anteile eines RER (OSMAN/PLOEN, 1978), die wie bei anderen Spezies auf den basalen Zellteil begrenzt sind (CHEVALIER, 1978).

Sertolizellen von Rind und Schaf zeigen extrem differenziertes endoplasmatisches Retikulum mit angeschlossenen Vesikeln, welche den Kernvakuolen ähneln (NICANDER, 1963). Beim Huhn wird eine zusätzliche endoplasmatische Retikulum-Form beschrieben, das Übergangs-ER (TER), charakterisiert durch Ribosomenbesatz längs nur einer Membranoberfläche; im allgemeinen findet man es zusammen mit GER in variierender Menge in supranukleärer Lage. GER ist beim Huhn nur spärlich vorhanden (COOKSEY/ROTHWELL, 1973).

Der Ribosomenbesatz ist mengenmäßig groß beim Affen, jedoch bei anderen Spezies im allgemeinen nur geringer vorhanden (FAWCETT, 1975).

- Agranuläres endoplasmatisches Retikulum (AER)

Das glatte endoplasmatische Retikulum ist grundsätzlich in größerer Menge vorhanden als das rauhe endoplasmatische Retikulum (FAWCETT, 1975; Rind: EKSTEDT et al., 1986; Schwein: OSMAN/PLOEN, 1978; Huhn: COOKSEY/ROTHWELL, 1973; Mensch: SCHULZE, 1984).

Erhebliche Speziesunterschiede betreffen seine Fülle, z. B. ist es bei Wiederkäuern beträchtlich stärker ausgeprägt als bei Labornagetieren (FAWCETT, 1975).

Beim Menschen findet es sich in Fülle im basalen und apikalen Zytoplasma in Form von Tubuli und Zisternen (SCHULZE, 1984); auch beim Huhn zeigt es sich reichlich in seiner tubulären Form (COOKSEY/ROTHWELL, 1973).

Seine enge Nachbarschaft zum Kern wird beim Schwein (OSMAN/PLOEN, 1978), Kaninchen (OSMAN, 1979) und Rind (EKSTEDT et al., 1986) beschrieben.

Beim Rind bildet es häufig charakteristische Rosetten mit kleinen vesikulären Anhäufungen in ihrem Zentrum. Es zeigt sich bei dieser Spezies ebenfalls in Form von regelmäßig angeordneten, dicht zusammenhängenden, flachen Kanälen. Außerdem treten Bereiche auf mit unregelmäßig und lose gelegenen AER-Membranen (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981).

Obwohl AER überall im Zytoplasma vorkommt, zeigen sich ganz **spezielle Ansammlungen in bestimmten Zytoplasmaregionen**, die ebenfalls bei den Spezies variieren (PLOEN/RITZEN, 1984).

Anhäufungen von AER, **speziell im basalen Zellteil**, sind bei vielen Spezies zu beobachten. Die Anordnung von AER um sekundäre Lysosomen und pleomorphische Lipofuszinpigmente verdeutlicht die Rolle der Zelle bei enzymatischen Verdauungsprozessen, z. B. Phagozytose (TINDALL et al., 1985).

Beim Hund werden neben konzentrierten Windungen von AER und GER (ANDERSEN et al., 1981) auch ER-umhüllte Lipidtropfen im Bereich zwischen Kern und Basallamina beschrieben (CONNELL, 1974).

Mehrere Lagen von tubulären und zisternalen AER-Profilen sind oft beim Schaf (FAWCETT, 1975) und gelegentlich beim

Affen (DYM, 1973) zirkulär um einen einzelnen Lipidtropfen angehäuft. Eine enge Beziehung zu Lipid wurde ebenfalls beim Schwein (OSMAN/PLOEN, 1978) und beim Menschen (SCHULZE, 1984) beobachtet. Die konzentrische Anordnung von AER um rundliche Lipideinschlüsse deutet hin auf eine steroidproduzierende Funktion der Sertolizelle (TINDALL et al., 1985)

Eine Spezialform von AER in Form von Ringlamellen (SCHULZE, 1984), von NAGANO (1966) auch als Lamellarkörper bezeichnet, findet sich beim Mensch:

Er besteht aus parallelen oder konzentrischen (SCHULZE, 1984) bzw. hufeisenförmigen (NAGANO, 1966) ER-Membranen mit zahlreichen Poren (SCHULZE, 1984).

Sie können mit GER verbunden sein und werden gelegentlich in Nachbarschaft zur Kernmembran gesehen (SCHULZE, 1984).

Ihre funktionelle Bedeutung wird im Zusammenhang mit Syntheseaktivität der Zelle gesehen (SCHULZE, 1984) oder mit einer möglichen Steroidproduktion in Verbindung gebracht (NAGANO, 1966).

Die enge Verbindung zur Kernmembran läßt vermuten, daß Ringlamellen hier entstehen und RNA vom Kern zum Zytoplasma transportieren (KESSEL, 1968).

Andere Autoren leiten vom häufigen Übergang in RER-Membranen ab, daß sie an Proteinsynthese teilnehmen (MERKOW/LEIGHTON, 1966; WISCHNITZER, 1970; SUN/WHITE, 1979).

Auch die Beteiligung an Tubulinsynthese oder Mikrotubulipolymerisation wird diskutiert (DE BRABANDER/BORGERS, 1975).

Als weitere Spezialform sieht man beim Menschen basal gelegentlich Anhäufungen von AER in Form von zwei Zisternen, welche durch einen 50-60 nm breiten Spalt getrennt sind und ein elektronendichtes, filamentöses Material einschließen. Das Material zeigt im Längsschnitt tubulären Charakter und im Querschnitt Zickzack- oder Mäandermuster (SCHULZE, 1984).

Scharf umschriebene, dichte, halbmondförmige oder kegelförmige AER-Membranmassen tauchen auf im Sertolizell-Zytoplasma, welches die akrosomale Region der verlängerten Spermatide umgibt. Gewöhnlich erscheinen sie als Netzwerk

anastomosierender Tubuli (FAWCETT, 1975; PLOEN/RITZEN, 1984).

Die dergestalt lokalisierten Anhäufungen von Membranstapeln werden zuerst beobachtet bei Sertolizellen mit Spermatiden der frühen Akrosomenphase, erreichen ihre größte Ausprägung vor dem Beginn der Kernkondensation (FAWCETT, 1975) bis zu dem Stadium, wo sich die Spermatiden lumenwärts bewegen (PLOEN/RITZEN, 1984); danach verteilen sich diese (FAWCETT, 1975). In diesem Zusammenhang wurde beim Erdhörnchen eine zyklische Massenbewegung von AER zwischen basalen Zellteilen und der periakrosomalen Region beobachtet (VOGL/LIN, et al., 1983).

Am auffälligsten erscheint die akrosomale AER-Lokalisation bei Rind, Schwein, Schaf, Antilopen, Gazellen und anderen Paarhufern (FAWCETT, 1975; PLOEN/RITZEN 1984), sowie ebenfalls bei einigen Nagerspezies, wie z. B. beim Erdhörnchen (VOGL/LIN et al., 1983; VOGL/SOUICY, 1985).

Sie wurde jedoch auch beschrieben bei Schwein (OSMAN/PLOEN, 1978; CHEVALIER, 1978), Huhn (COOKSEY/ROTHWELL, 1973) und Hund (ANDERSEN et al., 1981).

Bei einigen Nagetieren, u.a. beim Meerschweinchen, sowie beim Erdhörnchen, finden sich die ER-Massen nicht als umschriebene Gruppen, sondern überall verteilt im apikalen Sertolizell-Zytoplasma nahe der kondensierten Kerne, beim Meerschweinchen mit annähernd parallelem Verlauf (FAWCETT, 1975).

Funktionell gesehen ist noch nicht hinreichend geklärt, ob diese akrosomale Anordnungsform von AER verantwortlich ist für den Steroidmetabolismus oder eine mögliche Komponente von Phagozytose und enzymatischen Verdauungsprozessen darstellt (TINDALL et al., 1985).

2.3 ZYTOPLASMATISCHE EINSCHLÜSSE

Die Sertolizelle enthält zahlreiche membrangebundene, dichte Körper variierender Größe in ihrem Zytoplasma (FAWCETT, 1975). Nach den Beobachtungen von GARDNER und HOLYOKE (1963) bei der Maus zeigen sie Ähnlichkeit zu den Granula, die bei verschiedenen Typen von sekretorischen

Zellen gesehen werden. Diese könnten daher hormonelle Funktionen übernehmen.

Sie werden von DYM (1973) als charakteristisches Merkmal beim Affen beschrieben.

Daneben findet man auch größere, autophagische und heterophagische Vakuolen, sowie sehr dichte Anhäufungen von Lipochrompigment (FAWCETT, 1975).

Beim Schwein findet man große Vakuolen in einigen Zytoplasmateilen nahe des luminalen Randes (OSMAN/PLOEN 1978). In enger Nachbarschaft zum Golgi-Apparat finden sich zahlreiche Vesikel, beim Schwein oft behüllt ("bristle-coated"/"fuzzy-coated") (OSMAN/PLOEN, 1978), beim Kaninchen glatt und unbehüllt (OSMAN, 1979).

Gruppen von kleinen, hoch elektronendichten Vesikeln findet man ebenfalls regelmäßig in den Sertolizell-Fortsätzen des Menschen. Ihnen konnte keine spezifische Funktion zugeordnet werden (SCHULZE, 1984).

2.3.1 LIPID

Im allgemeinen findet man sie als rundliche, homogene und intensiv osmiophile Tropfen nahe der Zellbasis (FAWCETT, 1975). Eine enge Verbindung zu konzentrischen AER-Profilen wurde für Hund, Affe, Schaf, Schwein und Mensch beschrieben (DYM, 1973; CONNELL, 1974; FAWCETT, 1975; OSMAN/PLOEN, 1978; ANDERSEN et al., 1981; SCHULZE, 1984)

Beim Mensch tauchen auch transparente Lipoidvakuolen auf, welche als Telolysosomen interpretiert werden (SCHULZE, 1984).

NAGANO (1966) beobachtet beim Mensch dichte Granula, welche das Lipid wie eine Kappe umgeben ("cap structure") und deutet diese als Lipofuszin Komplexe.

Bei einigen Spezies repräsentieren sie ein auffallendes, charakteristisches Merkmal (FAWCETT, 1975), während sie bei anderen eher unauffällig sind (PLOEN/RITZEN, 1984).

Sowohl ihre Menge, als auch die Größe ist bei den einzelnen Spezies sehr variabel (FAWCETT, 1975; PLOEN/RITZEN, 1984).

Die einzelnen Größendurchmesser variieren bei einigen Spezies beträchtlich, während sie bei anderen eher einheitliche Durchmesser zeigen (FAWCETT, 1975). Bei den meisten ist er selten größer als 5 μm (PLOEN/RITZEN, 1984).

Beim Hausschwein (*Sus scrofa*) und afrikanischen Warthog (*Phacochoerus aethiopicus*) enthalten Sertolizellen oft einen einzelnen, sehr großen Tropfen 10-25 μm Durchmesser (FAWCETT, 1975), welcher beim Schwein manchmal Einkerbungen des Kerns bewirkt (OSMAN/PLOEN, 1978).

Der Lipidtropfen des Schweines erscheint als sehr charakteristisch für diese Spezies (CHEVALIER, 1978). Kleinere Tropfen werden bei dieser Spezies nicht häufig gesehen (FAWCETT, 1975). Ebenso typisch sind die Lipidansammlungen beim Gerenuk (*Litocranius walleri*) in Form von sehr kleinen Tröpfchen; ebenso sind einige größeren Tropfen vorhanden (FAWCETT, 1975). Beim Affen (*macaca anulata*) ist der basale Zellteil ausgefüllt mit Tropfen von 3-5 μm Durchmesser (DYM, 1973).

SCHULZE klassifiziert 1984 beim Menschen vier Sertoli-Zell-Typen nach variierender Anzahl und wechselnder Zusammensetzung der Lipideinschlüsse, welche beim Mensch im allgemeinen zahlreich vorhanden sind und enge Verbindung zu Mitochondrien, Microbodies und AER-Membranen zeigen. Beim Rind sind Lipidtropfen im allgemeinen klein und weniger zahlreich als bei vielen anderen Spezies vorhanden (EKSTEDT et al., 1986). Das gleiche gilt für das Kaninchen (OSMAN, 1979).

Die funktionelle Bedeutung der spezifischen Unterschiede im Lipidreichtum der Sertolizelle ist unklar. Möglicherweise hängt die Größe der Tropfen zusammen mit chemischer Lipidzusammensetzung, Eigenarten des umgebenden Zytoplasmas oder den variierenden Lipidumsatzraten der einzelnen Spezies. Multiple Tropfen - so wie beim Affen und in gewissen Stadien des Spermatogenesezyklus der Ratte beobachtet - erscheinen günstiger zur schnelleren Mobilisierung und Umsetzung, als z. B. die großen Tropfen des Schweines (FAWCETT, 1975).

2.3.2 DER LIPIDZYKLUS

Bei der Ratte wurden zyklische Veränderungen des Sertolizell-Lipidgehaltes von BRÜKELMANN (1963), KERR und DE KRETSEK (1975) beschrieben und auch als "innerer funktioneller Zyklus der Sertolizelle" bezeichnet (KERR et al., 1984).

Es kommt zu einer Zunahme der Lipideinschlüsse an Zahl und Größe im Stadium der Phagozytose von Restkörpern (IX) und beim Verschmelzen der großen Einschlüsse an der Zellbasis im Stadium X (KERR/DE KRETSEK, 1975). Die Tropfen erreichen ihren maximalen Gehalt an Lipid kurz nach dem Freiwerden der Spermien (FAWCETT 1975); dies entspricht den Stadien IX - XIV des Keimepithelzyklus (KERR et al., 1984). In den Stadien I - III kommt es zur langsamen Verminderung des Lipidgehaltes. Stagnation erfolgt in den Stadien IV - VII (KERR et al., 1984).

Beim Huhn werden nur wenige Lipidtropfen in frühen Keimepithelstadien beobachtet, während sie in Zahl und Größe nach der Restkörperbildung reichlich im Zytoplasma vorhanden sind (COOKSEY/ROTHWELL, 1973).

Andere Autoren, die mit verschiedenen Spezies gearbeitet hatten, konnten keine ähnlichen zyklischen Veränderungen feststellen, welche Hinweise liefern könnten auf einen Zusammenhang zwischen Lipidgehalt der Sertolizelle und Organisation des Keimepithels (Mensch: SCHULZE, 1984; Affe: DYM, 1973; Schwein: OSMAN/PLOEN, 1978).

Stadiumsabhängige Variationen des Lipidgehaltes könnten hindeuten auf eine Synchronisierung der metabolischen Funktion der Sertolizelle mit dem Spermatogenesezyklus im Sinne einer Koordination von Proliferation und Reifung der Keimzellen (KERR et al., 1984).

Nach LACY (1962, 1967) stammt das Lipidmaterial von phagozytierten Restkörpern und dient zur Steroid-Synthese eines "Sertolizellhormons", welches die Spermatozyten stimuliert, die Meiose zu vervollständigen.

2.3.3 LYSOSOMEN

Lysosomen sind reichlich in Nähe der Zellbasis zu finden (SCHULZE, 1984), oft benachbart zum Golgi-Komplex (NAGANO, 1966; COOKSEY/ROTHWELL, 1973), jedoch auch vereinzelt überall im Zytoplasma (STEINBERGER/STEINBERGER, 1977; EKSTEDT et al., 1986) vorkommend.

Man findet sowohl primäre (isoliert), als auch sekundäre (multivesikulär) Lysosomen (SCHULZE, 1984; EKSTEDT et al., 1986) als kleine, dichte, granuläre Körper, die membrangebunden sind (COOKSEY/ROTHWELL, 1973; EKSTEDT et al., 1986).

Ihre Funktion besteht in der Verdauung der von der Sertolizelle phagozytierten, degenerierten Keimzellen und aufgenommenen Restkörpern (REDDY/SWOBODA, 1967).

2.3.4 RESTKÖRPER

Kurz vor dem Freiwerden der reifen Spermatiden wird der Restzytoplasmalappen der Sertolizelle Größenreduziert und nimmt rundliche Gestalt an. Er wird schnell in das Sertolizell-Zytoplasma phagozytiert.

In seinem Innern finden sich Mitochondrien, feine Lipidkörper, basophile RNA-Granula und membrangebundene Reste des Golgi-Apparates.

Der Restkörper wird zum basalen Zytoplasma transportiert und liegt dann eng benachbart zum Kern im basalen Teil der Zelle als intensiv osmiophiler Körper (SMITH/LACY, 1959; DIETERT, 1966).

2.3.5 MICROBODIES

Sie sind Bestandteil der Sertolizelle des Menschen (BAWA, 1963; SCHULZE, 1974) und der Katze, wo sie das Enzym Katalase enthalten (AHLABO, 1972). Sie ähneln den Peroxiomen steroidproduzierender Zellen (SCHULZE, 1974). Es handelt sich um runde, membrangebundene Strukturen mit fein granuliertem, mäßig elektronendichtem Inhalt (Durchmesser 0,1-0,3 μm), welche über das gesamte Zytoplasma verteilt sind und immer enge Verbindung zu AER-Membranen zeigen (OSMAN/

PLOEN, 1978; SCHULZE, 1984). Sie werden auch angrenzend an Lipidtropfen gefunden (SCHULZE, 1984).

Microbodies stammen vom endoplasmatischen Retikulum ab und sind beteiligt an Synthese und Transport von Steroiden (BLACK/BOGART, 1973; SCHULZE 1974).

2.3.6 KRISTALLEINSCHLÜSSE

Sie werden selten gefunden in Sertolizellen von Labor- und Haustieren (FAWCETT, 1975), jedoch als charakteristisch für die menschliche Sertolizelle beschrieben (SCHULZE, 1984).

Man findet sie bei dieser Spezies in zwei Gruppen (FAWCETT, 1975):

1. Charcot-Böttcher-Kristalle
(10-25 μm lang, 2-3 μm breit)
2. Spangaro-Kristalle
(1-5 μm lang, ca. 1 μm breit)

Die **Charcot-Böttcher-Kristalle** wurden 1896 erstmals von LUBARSCH beschrieben (FAWCETT, 1975). Man findet sie im basalen Zytoplasma des Menschen (LÜDERS, 1976; SCHULZE, 1984) als dicht gepackte Bündel parallel orientierter Filamente mit einem Durchmesser von 150 Angström ohne Grenzmembran (NAGANO, 1966; SCHULZE 1984).

Ihre Längsachse verläuft parallel zur Sertolizellachse (NAGANO, 1966).

In ihrem Innern finden sich Bereiche völlig frei von Kristallmaterial mit zytoplasmatischen Bestandteilen wie Glykogen und 10 nm-Filamenten (SCHULZE, 1984).

Die Filamente der Charcot-Böttcher-Kristalle sind nicht aktinartiger Natur (TOYAMA et al., 1979).

Ihre Rolle und Bedeutung ist noch wenig verstanden (LÜDERS, 1976; SCHULZE, 1984).

Bei den **Spangaro-Kristallen** handelt es sich um lange Filamente, welche eng verbunden sind in spindelförmigen Bündeln (FAWCETT/BURGOS, 1956).

Beim Schwein werden spindel- oder nadelförmige Kristalle, welche den Charcot-Böttcher-Kristallen des Menschen ähneln, beobachtet (TOYAMA, 1975; CHEVALIER, 1978).

Sie sind v.a. ausgeprägt beim Intersex- und Kryptorchiden Schwein (TOYAMA, 1975) und bestehen aus Bündeln feiner Filamente (Durchmesser 5 nm), die parallel zur Längsachse des Kristalls verlaufen und im Querschnitt hexagonale Anordnung zeigen.

Die Kristalle sind von glatten ER-Zisternen und Teilen der Kernmembran umgeben. In ihrem Aufbau bestehen ultrastrukturelle Ähnlichkeiten zu Bindungsspezialisierungen zwischen benachbarten Sertolizellen und Keimzellen, sowie zu der Filamentlage im basalen Teil der Sertolizelle. Funktionell sieht man in ihnen das Ergebnis einer Überproduktion von Filamentbündeln (TOYAMA, 1975).

2.3.7 GLYKOGEN

Es tritt beim Mensch vereinzelt überall im basalen Zytoplasma auf; es gibt jedoch besonders glycogenreiche Bezirke, die in das Tubuluslumen und den lateralen Interzellularraum hinausragen (SCHULZE, 1984).

Beim Schwein findet sich Glykogen hauptsächlich basal (OSMAN/PLOEN, 1978).

Während der Sexualruhe des Hundes zeigt das Sertolizell-Zytoplasma ganz beträchtliche Glykogenmengen, die meist einheitlich über die ganze Zelle verteilt sind. Dies spricht für den allgemeinen Rückgang der metabolischen Zellaktivität (ANDERSEN et al., 1981).

Ähnliche Veränderungen wurden auch beim Menschen bei einigen Sertolizellen im Keimepithel beobachtet (SCHULZE, 1974).

2.4 ZYTOSKELETT

2.4.1 MIKROFILAMENTE

Die 7 nm-Filamente sind als zytoskelettale Komponente reichlich im Sertolizell-Zytoplasma vorhanden (DYM, 1973; TOYAMA, 1976; PLOEN/RITZEN, 1984; EKSTEDT et al., 1986);

einerseits im Hauptstamm als enge, organellenfreie, perinukleäre Zone (DYM, 1973; OSMAN/PLOEN, 1978; BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981; PLOEN/RITZEN, 1984) bzw. als basales Netz benachbart zur Basalmembran (DYM, 1973; VOGL/LIN et al., 1983).

Beim Schwein und Mensch bilden Filamentbündel spezielle Kristalle (TOYAMA, 1975; FAWCETT, 1975; LÜDERS, 1976; CHEVALIER, 1978; SCHULZE, 1984; PLOEN/RITZEN, 1984).

Mit Ausnahme von Vögeln (BUCKLAND-NICKS/CHIA, 1986) findet man sie in Verbindung mit Bereichen spezialisierter Zellkontakte (OSMAN/PLOEN, 1978; OSMAN, 1979; PLOEN/RITZEN, 1984; EKSTEDT et al., 1986) als Aktinfilamente von parakristalliner Anordnung zwischen Plasmamembran und angeschlossenen ER-Zisternen (VOGL/LIN et al., 1983) mit hexagonalem Muster (TOYAMA, 1975).

Sie sind Bestandteil des "junctional complex" auf Höhe der Blut-Hoden-Barriere (SCHULZE, 1984) und finden sich sowohl in ektoplasmatischen Spezialisierungen zwischen Sertolizellen und Keimzellen (ANDERSEN et al., 1981), als auch in Verbindung mit tubulobulbären Komplexen (PLOEN/RITZEN, 1984).

Ektoplasmatische Aktinbündel sind mehr skelettartiger Natur als kontraktile und machen folgende Veränderungen ihrer Organisation durch. Zuerst verlaufen sie kreisförmig um den akrosomalen Kontaktbereich, expandieren und umgeben den gesamten Spermatidenkopf in Spiralanordnung.

Bei Abflachung von Kern und Akrosom verlaufen sie in linearen Zügen parallel zur Keimzellachse auf der einen Seite des Spermatidenkopfes, sowie senkrecht zur Keimzellachse auf der anderen Seite.

Bei späten Spermatiden ist Aktin weniger reichlich vorhanden und verläuft parallel zum Rand des Spermatidenkopfes (VOGL/SOUCY, 1985).

(Funktion: Siehe Kapitel EKTOPLASMATISCHE SPEZIALISIERUNGEN).

2.4.2 INTERMEDIÄRE FILAMENTE

Sie bilden als dreidimensionales Netzwerk in der Sertolizelle eine Komponente des Zytoskelettes (SCHULZE, 1984). Untersuchungen bei der Ratte zeigten, daß sie aus dem Protein "Vimentin" bestehen (FRANKE et al., 1979).

Beim Erdhörnchen, dessen Sertolizelle ein bemerkenswert gut ausgebildetes Zytoskelett besitzt, bilden sie eine Schicht an der Zellbasis, umgrenzen den Kern und sind zu finden an desmosomenartigen Bindungen zwischen Sertolizellen und Keimzellen. Weiterhin verlaufen sie parallel zur Zellachse in den Sertolizellstielen und deren Fortsätzen, welche in das Restzytoplasma vorstoßen (VOGL/LIN, et al., 1983).

2.4.3 MIKROTUBULI

Sie werden als ein auffallendes Merkmal von Sertolizellen beschrieben (PLOEN/RITZEN, 1984).

Man findet sie gleichmäßig im Zytoplasma verteilt (COOKSEY/ROTHWELL, 1973; OSMAN, 1979), insbesondere im Hauptstamm der Sertolizelle, parallel verlaufend zur Zellachse (Schwein: OSMAN/PLOEN, 1978; PLOEN/RITZEN, 1984; Rind: BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981; EKSTEDT et al., 1986; Mensch: SCHULZE, 1984; Erdhörnchen: VOGL/LIN et al., 1983), sowie im apikalen Zytoplasma der Sertolizell-Fortsätze (Huhn: COOKSEY/ROTHWELL, 1973; Affe: DYM, 1973; Schwein: OSMAN/PLOEN, 1978; CHEVALIER, 1978; Rind: BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981; Mensch: SCHULZE, 1984).

Beim Erdhörnchen sind sie besonders zahlreich und verlaufen zusammen mit intermediären Filamenten in den Sertolizell-Stielen und deren Fortsätzen, welche in das Restzytoplasma vorstoßen.

Bei dieser Spezies umschreiben sie als dicht gepackte Gruppe von 400 Stück halbmondförmig die Hauptaußenlinie des Kopfes der verlängerten Spermatide, zwischen der Innenseite des Akrosoms und angeschlossenen ER-Massen.

Ihre Bildung deckt sich mit der gleichzeitig stattfindenden ER-Massenbewegung vom basalen ins apikale Zytoplasma

und sie verschwinden während der Spermiation (VOGL/LIN et al., 1983).

Mikrotubuli zeigen enge Verbindung zu ektoplasmatischen Spezialisierungen im Rahmen der Zellverbindungen (RUSSELL/PETERSON, 1985; siehe auch entsprechende Kapitel).

VOGL/LINCK et al. (1983) untersuchten die Colchicin-induzierten Veränderungen des Zytoskelettes der Sertolizelle beim Erdhörnchen im Verlauf der Spermatogenese.

Ihren Beobachtungen nach beeinflussen Mikrotubuli sowohl die normale Entwicklung und Translokation der Spermatiden, als auch die ER-Lageveränderung während des Spermatogenesezyklus. Sie erscheinen jedoch nicht essentiell zur Aufrechterhaltung der Zellbindungen. FAWCETT (1975) sieht ihre Funktion im Zusammenhang mit der Beeinflussung der Akrosomenform.

Das Auftreten von zahlreichen Mikrotubuli in Sertolizell-Fortsätzen, die an die Spermatidenköpfe angrenzen, soll dafür sprechen, daß Sertolizellen während der Spermiation die Spermienköpfe in das Tubuluslumen strecken (MALONE, 1980).

2.5 VERGLEICHENDE SCHLUSSBEMERKUNGEN ZUM ZYTOPLASMA

Sertolizellen erweisen sich als nach ihrem ultrastrukturellen Bild und Enzymmuster als hoch stoffwechselaktive Zellen (LÜDERS, 1976).

Im Zytoplasma der Sertolizelle werden die meisten der ultrastrukturellen Charakteristika steroidproduzierender Zellen gefunden:

Große Mengen an tubulärem AER vom aktiven Typ, ein auffallend markanter Golgi-Komplex, Mitochondrien mit tubulären cristae und zahlreiche Mikrotubuli.

Daher wird eine Steroidbiosynthese durch Sertolizellen diskutiert (Ratte: BRÖKELMANN, 1963; Mensch: NAGANO, 1966; Huhn: COOKSEY/ROTHWELL, 1973; KAYA/HARRISON, 1976; LÜDERS, 1976; Schwein: OSMAN/PLOEN, 1978).

Einige Charakteristika der Sertolizellen wie Kristalle, Lipofuszinpigmente, Pigmentkomplexe mit Kappenstruktur

(NAGANO, 1966), sowie gefensterte ER-Zisternen, fehlen beim Huhn (COOKSEY/ROTHWELL, 1973).

Die Sertolizell-Morphologie des Rothirsches ähnelt derjenigen von Haus-Paarhufern (HOCHEREAU-DE REVIERS/LINCOLN, 1978), diejenige des Maultiers gleicht Pferd, Esel und anderen Spezies (HERNANDEZ-JAUREGUI/MARQUEZ MONTER, 1977).

3. SERTOLIZELLBINDUNGEN

"Die zyklische Natur der Spermatogenese und die sich kontinuierlich verändernde Morphologie der Sertolizelle besorgen den dynamischen Rahmen, in welchem sich Bindungen periodisch bilden und eliminieren" (RUSSELL/PETERSON, 1985).

3.1 SERTOLIZELL-BINDEGEWEBS-BINDUNGEN

Der basale Anteil der Sertolizellen, der sich zusammen mit Spermatogonien und jungen Spermatozyten die Lage auf der Basalmembran teilt (RUSSELL, 1980; WONG/RUSSELL, 1983), bildet mit dieser azellulären Komponente des Keimepithels zahlreiche **Hemidesmosomen** aus (CONNELL, 1974; RUSSELL, 1977b; BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981; SCHULZE, 1984). Spermatogonien und junge Spermatozyten zeigen diese Befestigung nicht (RUSSELL, 1980; RUSSELL/PETERSON, 1985).

Sertolizellen müssen den Kontraktionen der Myoidzellen der Tubuluswand widerstehen (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Es wurde beobachtet, daß hypertone Lösungen, welche Zellschrumpfung bewirken, Sertolizellen nicht von der Basalmembran trennen können (GILULA et al., 1976).

Hieraus wird ersichtlich, daß diese Bindung funktionell die wichtigste Komponente zur Aufrechterhaltung der Integrität des Keimepithels darstellt (RUSSELL/PETERSON, 1985).

3.2 SERTOLIZELL-SERTOLIZELL-BINDUNGEN

3.2.1 TIGHT JUNCTIONS

Der Initialreport, welcher tight junctions zwischen Sertolizellen beschreibt, stammt von NICANDER (1967). Dieser sieht die Dimensionen des Interzellularraumes ähnlich einer typischen zonula occludens und bezeichnet die Bindung daher als "narrow junction".

FLICKINGER und FAWCETT (1967) beschreiben diesen Kontaktbereich als "junctional specialization".

DYM und FAWCETT (1970) zeigen den "junctional complex" als deutlich lokalisiert nahe der Zellbasis an den lateralen Oberflächen der Zelle und beschreiben punktförmige Membranfusionen, welche die Penetration von intravaskulär injiziertem Lanthanum in Richtung Lumen vollständig verhindern.

Auch mehrerer andere elektronendichte Substanzen variieren der Molekulargewichte werden von occluding junctions zurückgehalten (FAWCETT et al., 1970).

Es zeigt sich ebenfalls, daß tight junctions die Passage von hyperosmotischen Lösungen behindern und daß sie außerdem gegenüber hypertotonischen Lösungen resistent sind (GILULA et al., 1976).

In den Untersuchungen von GILULA et al. (1976) und MCGINLEY et al. (1977) bei der Ratte, sowie von NAGANO und SUZUKI (1976) bei der Maus zeigten sich - unter Anwendung von Gefrierschnittechnik - ca. 36 (MCGINLEY et al., 1977); bis zu 40 (GILULA et al., 1976) bzw. 60 (NAGANO/SUZUKI, 1976) parallele Reihen fokaler Fusionen der gegenüberliegenden Zellmembranen, die Mehrzahl davon nicht anastomosierend. Im subplasmalemmalen Bereich der Bindung befinden sich ektoplasmatische Spezialisierungen. Seit diesen Anfangsbeobachtungen haben zahlreiche Forscher die Anwesenheit dieser Bindung bei anderen Spezies bestätigt (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Beim Schwein findet man fokale oder mehr ausgedehnte tight junctions im basalen Zellteil (OSMAN/PLOEN, 1978), entwe-

der in Nähe der Zellbasis in annähernd radiärem Verlauf oder zentral vom Niveau der Spermatogonien, oft leicht s-förmig geschlängelt in paralleler Anordnung zur Tubulusbasis (DIERICHS/WROBEL, 1975).

Übereinstimmungen zu DYM und FAWCETT (1970) ergeben sich auch für Mensch (SCHULZE, 1984), Affe (DYM, 1973) und ebenso für den Vogel, obwohl bei dieser Spezies die Inter-Sertolizell-Bindungen nicht mit denen der Säugetiere übereinstimmen (OSMAN et al., 1980).

Nach den Beobachtungen von COOKSEY und ROTHWELL (1973) findet man beim Huhn einen anderen Bindungstyp, die sogenannte **"zisternale Bindung"**, an den Stellen, an denen die Sertolizellen bei anderen Spezies die Spermatogonien überwölben und tight junctions ausbilden.

Hierbei zeigen gegenüberliegende Sertolizellen subplasmalemmale Zisternen im Abstand von 12 nm; der Interzellularraum ist normal ausgebildet.

Im Gegensatz hierzu verengt sich bei der Ratte der Interzellularraum auf 9 nm und die Zisternen sind in einem Abstand von 50 nm lokalisiert (DYM/FAWCETT, 1970).

Beim Rind wird der "junctional complex" von EKSTEDT et al., (1986) und BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA (1981) als ähnlich zu anderen Säugetieren beschrieben.

Es gibt jedoch bei dieser Spezies einen speziellen Bindungstyp, welcher Zickzack- oder Mäanderverlauf aufweist und nicht bei anderen Tieren beschrieben ist:

Die Filamente im Bereich dieses speziellen Bindungstyps verlaufen als unregelmäßige Streifen und anastomosieren senkrecht zur Zellmembran. Ihre Erscheinung ähnelt einem "Bohrweg" und wird als charakteristisch für das Rind beschrieben (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981).

Beim Hund stellt die tight junction den lumenwärtigen Anteil der "complex junction" dar (CONNELL, 1974; CONNELL, 1975; CONNELL, 1978).

(Siehe Kapitel: SEPTATE-LIKE JUNCTONS).

Die intraepithelialen tight junction-Komplexe zwischen Sertolizellen werden als die hauptsächliche morphologische

Basis der Blut-Hoden-Barriere bei Säugetieren und Vögeln angesehen (DYM/FAWCETT, 1970; FAWCETT et al., 1970). Eine weitere Komponente stellen die tight junctions der peritubulären Myoidzell-Lage dar (DYM/FAWCETT, 1970), welche charakteristisch für Nagetiere sind (DYM, 1973).

3.2.2 SEPTATE - LIKE JUNCTIONS

GILULA et al. (1976) beschreiben bei ihren Beobachtungen bei der Ratte, daß Inter-Sertoli-Bindungen sowohl Merkmale der septate junctions der Invertebraten, als auch gewisse Merkmale der tight junctions der Vertebraten aufweisen. Septate-like junctions kommen im Gegensatz zu Invertebraten nur selten bei Vertebraten vor (CONNELL, 1978).

Detaillierte Beschreibungen dieser Bindung liegen vor von CONNELL (1974, 1975, 1978) für den Hund:

Er beschreibt die sogenannte "**complex junction**" bei dieser Spezies (zusammenhängende Inter-Sertoli-Bindung) als eine typische, epitheliale Komplexbildung.

Sie ähnelt der septate junction bei Invertebraten und stellt eine gekoppelte tight-junction/septate junction ("Septate desmosome")-Verbindung im Zusammenhang mit speziellen zytoplasmatischen Strukturen dar. Die Bindung zeigt ihren Beginn in kurzer Distanz luminal der Basalmembran. Seinen Beobachtungen nach penetriert Lanthanum in basalen Regionen zwischen den Sertolizellen hindurch; mehr lumenwärts erfolgt partielle Blockade des Tracers durch septierte Bindungen (streifenförmiges Aussehen).

Darauf folgt eine stufenweise Übergangszone mit sowohl septierten, als auch tight junctions.

Weiter luminal erfolgt vollständige Blockade durch den tight junction-Gürtel.

Im Verlauf des Bindungskomplexes zeigt sich eine Erweiterung des Interzellularraums bis auf ca. 35 nm, danach erfolgt Verengung bis auf ca. 9 nm im Bereich der septierten Bindung, sowie Verschmelzung im Bereich der tight junction.

Der Abstand der Septenpaare beträgt ca. 10 nm.

Ihre Zahl variiert stark und hängt vom Spermatogenese-Stadium und der räumlichen Beziehung zur Basalmembran ab. Es zeigen sich sehr variable Intervalle zwischen aufeinanderfolgenden Septenpaaren.

Im subplasmalemmalen Bereich verlaufen Filamentbündel von ca. 0,15-0,6 μm Breite parallel zur Zelloberfläche.

Im Abstand von ca. 0,06-0,14 μm vom Plasmalemm entfernt befinden sich zusammenhängende, fenestrierte RER-Zisternen, die Anschluß finden an das endoplasmatische Retikulum der Sertolizelle.

Studien am präpubertalen Hund ergaben, daß sich septate junctions vor den tight junctions entwickeln (CONNELL, 1980).

Nach CONNELL (1978) erlaubt dieser spezielle Bindungstyp einerseits strukturell eine erhöhte Zellhaftung; vom physiologischen Gesichtspunkt aus erschwert der engere Interzellularraum den Flüssigkeitsfluß zwischen den Zellen. Somit kann Flüssigkeit über längere Zeit in höheren Konzentrationen gehalten werden.

Andererseits ermöglicht die Septate-Bindung eine Seitwärtsbewegung von Sertolizellen, während Filamente und ER-Zisternen zurückgehalten werden. Somit können die speziellen interzellulären Bindungen während der Spermatogenese aufrechterhalten werden.

CONNELL (1978) sieht die Filamente als kontraktile Elemente der Bindung. Die angeschlossenen endoplasmatischen Retikulum-Zisternen dienen der Regulation von Wirkstoffen, welche die Filamente aktivieren sollen.

3.2.3 GAP JUNCTIONS

Benachbarte Sertolizellen zeigen sehr ausgeprägte Gap junction-Kontaktbereiche während des Fetallebens (NAGANO/SUZUKI, 1978), präpubertalen Lebens (CAMATINI et al., 1982) und während der Pubertät (GILULA et al., 1976; NAGANO/SUZUKI, 1976; MEYER et al., 1977; CAMATINI et al., 1982).

Während der Sexualreifung findet man sie zwischen den sich entwickelnden tight junctions, jedoch nimmt ihre Zahl ab

korrespondierend zum Anwachsen der Zahl von tight junctions (MEYER et al., 1977).

Auch bei adulten Tieren werden sie zwischen Sertolizellen in geringer Zahl angetroffen (RUSSELL/PETERSON, 1985).

So erscheinen sie z. B. bei Ratte und Meerschweinchen (DYM/FAWCETT, 1970; GILULA et al., 1976; MCGINLEY et al., 1977), eingefügt zwischen die parallelen Reihen von tight junctions (MCGINLEY et al., 1977).

Sie werden auf Höhe der Blut-Hoden-Barriere, gelegentlich jedoch auch außerhalb der Bereiche ektoplasmatischer Spezialisierungen beobachtet (RUSSELL et al., 1983).

Bei folgenden adulten Tieren werden sie ebenfalls als Kontakt zwischen Sertolizellen beschrieben: Rind: EKSTEDT et al. (1986), Affe: DYM (1973), Schwein: OSMAN/PLOEN (1978), CHEVALIER (1978).

Es liegen keine Beobachtung vor über das Auftreten von Gap junctions zwischen Sertolizellen beim Menschen (NAGANO/SUZUKI, 1976).

Gap junctions sind weitgehend akzeptiert als morphologische Einheiten der Zell-zu-Zell-Kommunikation (RUSSELL/PETERSON, 1985).

(siehe auch Kapitel: GAP JUNCTIONS ZWISCHEN SERTOLIZELLEN UND KEIMZELLEN).

3.2.4 DESMOSOMEN

Desmosomenartige Bindungen stellen sich elektronenmikroskopisch dar als symmetrische Areale direkt unter der Oberfläche (SCHULZE, 1984) mit Anhäufungen von elektronendichtem Material zwischen benachbarten Sertolizellen (COOKSEY/ROTHWELL, 1973).

Bei größerer Auflösung zeigt sich ein dichtes Filamentband, gleich breit auf jeder Sertolizell-Seite.

Es verläuft parallel zum Plasmalemm; weiter zytoplasmawärts sind ER-Membranen in enger Nachbarschaft zu finden (KAYA/HARRISON, 1976), beim Huhn ist das Band ca. 40 nm breit (COOKSEY/ROTHWELL, 1973).

Im Bindungsbereich werden neben obliterierten Interzellularräumen bei der Ratte (KAYA/HARRISON, 1976) auch variierend breite Interzellularräume (7,5-9 nm) bei Katze,

Maus, Ratte, und Chincilla beschrieben (FLICKINGER/FAWCETT, 1967; KAYA/HARRISON, 1976).

Beim Menschen zeigt der Interzellularraum eine Breite von 15 nm (SCHULZE, 1984).

Desmosomenartige Bindungen werden gesehen an den lateralen Zellseiten von aneinandergrenzenden Sertolizellen auf Höhe der "occluding junctions" (BAWA, 1963; CONNELL, 1974; CONNELL, 1978; ALTORFER et al., 1974), sowie gelegentlich etwas apikal der Basalmembran (Hund: CONNELL, 1974; CONNELL, 1978; Mensch: SCHULZE, 1984).

Weiterhin findet man sie in Lumennähe zwischen den lateralen Oberflächen der feinen Sertolizell-Ausläufer, welche die Spermatidenköpfe halten zu der Zeit, wenn die Köpfe der verlängerten Spermatiden von den apikalen Sertoliausläufern erfaßt werden und die Spermatidenschwänze ins Lumen ragen (WONG/RUSSELL, 1983). Es handelt sich hierbei um kurzlebige Strukturen, die möglicherweise der Sicherung der feinen luminaren Sertolizell-Fortsätze dienen (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Im allgemeinen wird die Funktion von Desmosomen in einer Zell-zu-Zell-Adhäsion gesehen, jedoch wirft das relativ seltene Vorkommen speziell dieses Bindungstyps und die Anwesenheit von zahlreichen anderen Bindungsformen mit haftenden Eigenschaften die Frage auf, ob es sich hierbei nicht einfach um rudimentäre Strukturen handelt (RUSSELL/PETERSON, 1985).

3.2.5 EKTOPLASMATISCHE SPEZIALISIERUNGEN (ES)

Dieser Begriff beschreibt allgemein eine submembranöse Spezialisierung der Sertolizelle in Form von Filamentbündeln mit zytoplasmawärts angeschlossenen ER-Zisternen (RUSSELL, 1984).

Subplasmalemmale Spezialisierungen der Sertolizelle sind oft assoziiert mit verschiedenen Bindungstypen und werden in diesem Zusammenhang auch als "**junctional specialization**" bezeichnet (FLICKINGER/FAWCETT, 1967).

Sie werden bei allen Spezies beschrieben an zwei Hauptlagen im Inneren des Keimepithels:

Einmal auf Höhe der Sertoli-occluding junctions (BRÜCKELMANN, 1963; FLICKINGER/FAWCETT, 1967; NICANDER, 1967) und in akrosomalen Anheftungsbereichen mit Spermatogenezellen (RUSSELL/PETERSON, 1985; VOGL/SOUCY, 1985). Bei der Ratte findet man sie im Zusammenhang mit Desmosomen (zonulae oder maculae adherentes) zwischen Sertolizellen (KAYA/HARRISON, 1976) und Tight- und Gap-junctions zwischen Sertolizellen (RUSSELL et al., 1983).

Ektoplasmatische Spezialisierungen zwischen Sertolizellen an der basolateralen Zellseite werden angesehen als eine spezialisierte, subplasmalemmale Region, die wie ein dreidimensionaler Gürtel die Sertolizelle umgibt (RUSSELL et al., 1983; VOGL/SOUCY, 1985).

Das Band erscheint abgeflacht wie ein Blatt und wird einerseits gebildet aus subplasmalemmalen Bündeln hexagonal gepackter Aktinfilamente (TOYAMA, 1976). Aktin umschreibt die Zelle hierbei in Form eines randständigen "Honigwabenmusters" (VOGL/SOUCY, 1985).

Weiter tiefer liegen abgeflachte ER-Zisternen, parallel zum Plasmalemma verlaufend, welche gelegentlich auf ihrer zytoplasmawärts gerichteten Membran Ribosomen zeigen.

Die Struktur der ektoplasmatischen Spezialisierungen des Erdhörnchens ist ähnlich wie bei anderen Spezies (VOGL/SOUCY, 1985).

BUCKLAND-NICKS und CHIA (1986) beschreiben bei Vögeln das Fehlen von assoziierten Mikrofilamenten in Verbindung mit endoplasmatischen Spezialisierungen. Angeschlossene ER-Membranen sind jedoch vorhanden.

Die Funktion von ektoplasmatischen Spezialisierungen von Sertoli/Sertoli-Bindungen ähnelt derjenigen zwischen Sertolizellen und Keimzellen (RUSSELL/PETERSON, 1985).

(Siehe auch Kapitel: EKTOPLASMATISCHE SPEZIALISIERUNGEN ZWISCHEN SERTOLIZELLEN UND KEIMZELLEN).

Analog zu Desmosomen, soll ihre Funktion in interzellulärer Adhäsion bestehen (BRÜCKELMANN, 1963; FLICKINGER/FAWCETT, 1967; NICANDER, 1967; VOGL/SOUCY, 1985).

Sie sollen dazu beitragen, daß die Sertolizellen in einer präzisen Lage über den Keimzellen des basalen Kompartiments gehalten werden (RUSSELL, 1977c).

Weiterhin erleichtern sie im Zusammenhang mit bestimmten Bindungen die Bewegung der Spermatozytenzellklone lumenwärts durch die Blut-Hoden-Barriere (RUSSELL/PETERSON, 1985; VOGL/SOUCY, 1985).

Ihre enge Verbindung zu Mikrotubuli (RUSSELL/PETERSON, 1985) läßt vermuten, daß sie so Veränderungen der Sertolizellarchitektur beteiligt sind (RUSSELL, 1977c).

Sie werden ebenfalls im Zusammenhang gesehen mit einer "Versteifung" apikaler Sertolizell-Krypten (RUSSELL, 1977c, RUSSELL, 1980; VOGL/SOUCY 1985).

3.2.6 TUBULOBULBÄRE KOMPLEXE

Tubulobulbäre Komplexe findet man als Bildung der Plasmamembran zweier benachbarter Sertolizellen, in engem Kontakt zu den Sertolizell-tight junctions in der Nähe der tubulären Grenzmembran (RUSSELL/CLERMONT, 1976).

Das morphologische Bild der Bindungskomplexe ähnelt demjenigen zwischen Sertolizellen und späten Spermatischen (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Als Besonderheiten zeigen sich:

1. Sowohl tubuläre als auch bulbäre Komponenten der Komplexe weisen regionale Abwandlungen in Form von tight- und Gap-junctions auf (RUSSELL et al., 1983; RUSSELL/PETERSON, 1985).
2. Das Fehlen des distalen Tubulus, welcher bei tubulobulbären Komplexen zwischen Sertoli- und Keimzellen auftritt (RUSSELL/PETERSON, 1985).
3. Die Komplexe sind während des gesamten Keimepithel-Zyklus sichtbar (RUSSELL/CLERMONT, 1976).

Untersuchungen bei der Ratte ergaben, daß die Bildung der Komplexe einhergeht mit dem Beginn der Spermatogeneseaktivität; zu dem Zeitpunkt, an dem die occluding junctions zum ersten Mal Lanthanum zurückhalten (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Bei der postpubertalen Ratte zeigt sich, daß die Zahl der tubulären Komplexe während des Spermatogeneszyklus variiert:

Kurz vor der Mitte des Zyklus (Stadium IV oder VI) ist die Zahl am größten und nimmt bald darauf (Stadium VII - VIII) auf ca. 1/5 der vorherigen Menge ab und stagniert dann für den Rest des Zyklus.

Morphologische und zytochemische Beobachtungen deuten auf einen lysosomalen Abbau hin (RUSSELL et al., 1983; RUSSELL/PETERSON, 1985).

Die Funktion im Zusammenhang mit diesen zyklischen Veränderungen ist unklar (RUSSELL/PETERSON 1985).

RUSSELL (1979c) führt einerseits ihre Ähnlichkeit zu ringförmigen Gap junctions an und sieht ihre Funktion im Abbau von alten Bindungskontakten.

Es ist unter Umständen möglich, daß die zyklische Entfernung dieser Bindungskontakte nahe der Zyklusmitte eine notwendige Voraussetzung für die nachfolgende Aufwärtsbewegung der Spermatozyten darstellt (RUSSELL/PETERSON, 1985).

3.2.7 ENGE BINDUNGEN

Zonen engen Kontaktes zwischen Sertolizellen ohne lokale Spezialisierung der Zelloberflächen wurden in der Literatur beschrieben von:

BRÜKELMANN (1963); FLICKINGER und FAWCETT (1967), DYM und FAWCETT (1970); FAWCETT et al. (1970); BIELANSKA-OSUCHOWSKA und SYSA (1981) und DYM (1973).

In diesem Zusammenhang wird auch der Begriff der "**engen Bindung**" angeführt (FAWCETT et al. 1970; SCHULZE 1984).

COOKSEY und ROTHWELL (1973) beschreiben das "Ineinandergreifen benachbarter Zellmembranen" beim Huhn.

Die Kontaktbereiche erscheinen auf Höhe der Sertoli-occluding junctions und werden ebenfalls beständig in Bereichen mit ektoplasmatischen Spezialisierungen gesehen. Die Bindungen ähneln denjenigen gegenüber verlängerten Spermatischen.

Im Verlauf von engen Bindungen zeigt sich ein einheitlicher, größtenteils breitenreduzierter Interzellularraum von 8-10 nm (SCHULZE, 1984), bzw. 7 nm (DYM, 1973) oder 0,16 μm (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981). Ihre Bedeutung ist jedoch noch unklar (RUSSELL/PETERSON, 1985).

3.3 SERTOLIZELL-KEIMZELL-BINDUNGEN

Zwischen ihrem Entwicklungsbeginn an der Basis der Sertolizelle bis zu ihrer Entlassung ins Tubuluslumen am apikalen Kontaktbereich zur Sertolizelle, nehmen Keimzellen im Laufe ihrer luminalen Wanderung eine Vielzahl an Positionen im Inneren des Tubulus ein - folglich verändern sie auch hiermit ihre Beziehung zu Sertolizellen kontinuierlich (RUSSELL, 1984).

Die Aufrechterhaltung der morphologischen Beziehung zwischen Keimzellen und Sertolizellen während der Spermatogenese wird gewährleistet durch Zell-zu Zell-Bindungen, Oberflächenspezialisierungen, sowie besonderen strukturellen Beziehungen der Bindungspartner (RUSSELL, 1980).

3.3.1 DESMOSOMENARTIGE BINDUNGEN

Dieser Bindungstyp zwischen Sertoli- und Keimzellen ähnelt morphologisch dem klassischen Desmosomentyp (z. B. zwischen Epithelzellen) und wird daher auch als "**desmosomenartig**" beschrieben ("**desmosome-like junction**": NICANDER, 1967, RUSSELL, 1977a).

Er wird einerseits gesehen in einer Form, die aus mehreren punktförmigen, nicht zusammenhängenden Bindungen besteht (maculae adhaerentes) (KAYA/HARRISON, 1976; RUSSELL, 1977a), ist jedoch auch als zusammenhängende zonula adhaerens beschrieben worden (KAYA/HARRISON, 1976).

Im Bindungsbereich zeigt sich eine vollständige Verdichtung der subplasmalemalen Ansicht beider Zellen (RUSSELL, 1980). In dem geraden Verlauf der Bindung verdickt sich die Zellmembran beider Zellen (KAYA/HARRISON, 1976).

Der Interzellularraum zeigt variablen Durchmesser (RUSSELL, 1977a), bei der Ratte von 14-18 nm (KAYA/HARRISON, 1976; RUSSELL, 1977a), beim Menschen zwischen 5-11 nm (SCHULZE, 1984). Er beinhaltet homogenes, amorphes Material (KAYA/HARRISON, 1976) mit einer wenig ausgeprägten, zentralen, dichten Linie (RUSSELL, 1977a; RUSSELL/PETERSON, 1985).

RUSSELL und PETERSON (1985) beschreiben die "asymmetrische Strukturierung" der Bindung. Hierbei erscheint die Filamentkondensation erscheint v.a. stark ausgeprägt auf der Sertolizellseite (KAYA/HARRISON, 1976; RUSSELL, 1977a).

Daten über Entwicklung, Größe, Zahl und Verteilung im Epithel führen zu dem Schluss, daß es sich um dynamische Strukturen handelt (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Desmosomen sind wenig ausgeprägt zwischen Sertolizellen und Spermatogonien vom Typ A, werden jedoch auffallender gegenüber mehr fortgeschrittenen Spermatogonien (Typ B) und präleptotänen Spermatozyten (RUSSELL, 1980).

Leptotäne, zygotäne und junge pachytäne Spermatozyten zeigen zahlreiche kleine Desmosomen mit Sertolizellen (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Am meisten ausgedehnt und hochentwickelt sind sie bei reifen Spermatozyten im Pachytän und im Diplotän und werden vorzugsweise auf der Zelloberfläche gesehen, die in Richtung Basalmembran zeigt.

Nur selten finden sich vereinzelte, wenig auffällige Desmosomen an Kontaktbereichen zwischen Sertolizellen und runden Spermatiden (RUSSELL, 1980).

Ab der Phase der Spermienverlängerung kommt es zum Verlust aller Desmosomen (KAYA/HARRISON, 1976; RUSSELL, 1980; SCHULZE, 1984; RUSSELL/PETERSON, 1985), jedoch treten ab diesem Zeitpunkt ektoplasmatische Spezialisierungen zwischen Sertolizelle und verlängerten Spermatiden auf (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Beim Schwein wurden Desmosomen auch am postnukleären Teil der Spermatiden gefunden (OSMAN/PLOEN, 1978).

Desmosoide Strukturen wurden zuerst beschrieben beim Huhn von NAGANO (1959) und in nachfolgenden Berichten ebenfalls bei einer Vielzahl von Spezies erwähnt:

Ratte (BRÖKELMANN, 1963; KAYA/HARRISON, 1976; RUSSELL, 1977a), Hamster (GRAVIS, 1979), Schaf (NICANDER, 1967), Maus (GARDNER/HOLYOKE, 1963), Rind (EKSTEDT et al., 1986), Mensch (ALTORFER et al., 1974; SCHULZE, 1984), Huhn (COOKSEY/ROTHWELL, 1973), Schwein (CHEVALIER, 1978; OSMAN/PLOEN, 1978).

Untersuchungen von RUSSELL (1980) bei einer Vielzahl von Spezies (Opossum, Meerschweinchen, Maus, Kaninchen, Hund, Schaf, Affe, Mensch) führten zu dem Schluß, daß Sertoli-Keimzell-Desmosomen bei allen Säugetieren vorhanden sind.

Experimentelle Daten belegen, daß diese Strukturen Bereiche starker Adhäsion darstellen (RUSSELL, 1980).

Mittels Verwendung von hypertonen Lösungen (z. B. Dextrose), welche Zellschrumpfung und Ausweitung der Interzellularräume hervorrufen, konnte gezeigt werden, daß alle Bereiche der desmosomenartigen Bindungen intakt bleiben (KAYA/HARRISON, 1976; RUSSELL, 1977a).

Auch Trypsin und Kollagenase wurden hierzu verwendet (ROMRELL/ROSS, 1979). Desmosomen dienen somit der Erhaltung der Integrität des Keimepithels (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Weiterhin sind sie essentiell zur Bewegung der Keimzellen lumenwärts (RUSSELL, 1980).

Da die Keimzellen nur geringe Fähigkeiten zur Eigenbewegung besitzen (RUSSELL, 1980), werden sie während ihrer Aufwärtsbewegung vom basalen in das adluminale Kompartiment an den lateralen Seiten der Sertolizelle durch dauernd haftende Desmosomen festgehalten, während die Sertolizelle durch ihre Gestaltänderung den Transport der Keimzellen bewerkstelligt (RUSSELL, 1980; RUSSELL et al., 1983).

Eine andere Hypothese besagt, daß Desmosomen sich schnell bilden und wieder auflösen können und somit kurze Perioden für die Keimzellbewegung ermöglichen (RUSSELL/PETERSON 1985).

3.3.2 GAP JUNCTIONS

Frühere Berichte (FAWCETT et al., 1970, FAWCETT, 1974) lieferten keine Hinweise auf die Anwesenheit von Gap junctions zwischen Sertolizellen und Keimzellen. Ihre Anwesenheit wurde sogar nicht einmal erwartet angesichts der Auffassung, daß die Keimzellen frei sein müssen von einengenden Bindungen während der Wanderung im Keimepithel (RUSSELL, 1980).

Sie wurden erstmals nachgewiesen - obwohl nicht als solche identifiziert - im Zusammenhang mit Desmosomen (RUSSELL, 1977a). An den Grenzen vieler Desmosomen fehlen die subplasmalemmalen Verdichtungen; die gegenüberliegenden Membranen konvergieren und lassen einen Raum von ca. 2-4 nm (RUSSELL, 1977a). Diese engen Kontaktbereiche sind fokaler Natur (RUSSELL, 1980).

Mittels Gefrierschnittechnik zeigten MCGINLEY et al. (1979), daß dies Bereiche von Gap junctions sind ("small gap junctions").

Sie sind sowohl im basalen als auch im adluminalen Kompartiment des Hodens zu finden (RUSSELL, 1980).

Alle Keimzelltypen zeigen Gap junctions, obwohl diese häufig assoziiert sind mit Spermatozyten im Pachytän, bei denen ebenfalls die Desmosomenbindung am ausgeprägtesten erscheint (RUSSELL et al., 1983; RUSSELL/PETERSON, 1985).

Das Verschwinden der desmosomalen Kontakte bei Spermatiden der Elongationsphase (RUSSELL et al., 1983; RUSSELL/PETERSON, 1985) geht einher mit dem Verlust von Gap junctions bei diesen Zellen (RUSSELL, 1980).

Funktionell werden Gap junctions im allgemeinen angesehen als interzelluläre Wege für diffundierende Moleküle oder Wege von geringem elektrischen Widerstand.

Dies ist von Bedeutung für die Zell-zu-Zell-Kommunikation im Tubulus seminiferus in Form eines Transfers von Informationsmaterial der Sertolizelle zu den Keimzellen und dient der Koordination und soll der Regulation des Spermatogeneseprozesses dienen (RUSSELL, 1980; RUSSELL et al., 1983; RUSSELL/PETERSON, 1985).

Konkrete Hinweise hierfür liefern die Untersuchungen von EUSEBI et al., (1983), welcher ionische Koppelung von Sertolizellen zeigte, sowie der in-vitro-Nachweis von (^3H)-Cholin-Transfer von Sertolizellen zu Keimzellen (ZIPARO et al., 1982).

3.3.3 SERTOLI-KEIMZELL-EKTOPLASMATISCHE SPEZIALISIERUNGEN

Ektoplasmatische Spezialisierungen zwischen Sertolizellen und Keimzellen besitzen die gleichen Komponenten, wie diejenigen zwischen benachbarten Sertolizellen, jedoch ohne entsprechende Spezialisierungen auf der Keimzellseite (PLOEN/RITZEN, 1984).

Sie werden daher in der Literatur auch als "**half Sertoli junctions**" bezeichnet (CONNELL, 1974; OSMAN/PLOEN, 1978; EKSTEDT et al., 1986).

Erstmals beobachtet man sie in der Spermatogenese in geringer Anzahl gegenüber Spermatozyten im Pachytän (RUSSELL, 1977c) und ganz selten findet man sie gegenüber früheren Keimzellstadien (RUSSELL, 1980).

In großen Mengen treten sie auf bei verlängerten Spermatiden der Elongationsphase (RUSSELL et al., 1980; PLOEN/RITZEN, 1984) zu der Zeit, wo die Keimzellen tief im Sertolizell-Stamm eingebettet liegen.

Hierbei sind die Spermatiden eingefügt in das Krypteninnere zu einem Drittel bis zur Hälfte der Länge der Sertolizelle (RUSSELL, 1984).

Bei Kaninchen, Hund, Opossum, Meerschweinchen, Hamster, Affe und Mensch variiert die Kryptentiefe, erscheint jedoch im allgemeinen flacher als bei Maus und Ratte (RUSSELL, 1984). Bei diesen beiden Spezies liegen die Spermatidenköpfe sehr eng benachbart zu Sertoli-Sertoli-

bindungen und zum Kern in kurzem Abstand (8-12 μm) von der Basalseite des Tubulus entfernt (FAWCETT, 1970).

Für eine lange Periode in der Spermiogenese liegt der akrosomale Bereich der Spermatide eingebettet in einem Mantel aus ektoplasmatisch differenziertem Sertolizell-Zytoplasma (RUSSELL, 1980; RUSSELL, 1984) und wird in der Literatur auch als "**Kappe**" (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981), "**Mantel**" (YASUZUMI et al., 1960) oder "**periakrosomaler Komplex**" (COOPER/BEDFORD, 1976) bezeichnet.

Die Plasmamembran am Spermatidenkopf erscheint einheitlich eng (6-8 nm) an die Sertolizellplasmamembran gelagert, jedoch erstreckt sich die enge Beziehung zwischen den beiden Membranen nicht bis zur Schwanzregion. In diesem speziellen Bereich sind die zwei Zellen eher weiter entfernt (ca. 20 nm) und ihr räumlicher Abstand erscheint weniger gleichmäßig (RUSSELL, 1984).

Ektoplasmatische Spezialisierungen wurden in der Literatur für viele Spezies beschrieben:

(Katze: BURGOS/FAWCETT, 1955; Ratte: BRÖKELMANN, 1961; Mensch: NAGANO, 1966; SCHULZE, 1984; Huhn: COOKSEY/ROTHWELL, 1973; Schwein: CHEVALIER, 1978; OSMAN/PLOEN, 1978; Kaninchen: OSMAN, 1979; Rind: BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981; Erdhörnchen: VOGL/SOUICY, 1985).

Beim Erdhörnchen zeigen sich ektoplasmatische Spezialisierungen auch an den Verbindungsstellen zwischen den fingerartigen, invaginierenden Sertolizell-Fortsätzen mit dem Spermatiden-Zytoplasma, welches die Region des Schwanzmittelstückes umgibt (VOGL/LIN et al., 1983).

Dies ist untypisch der Situation bei anderen Säugetieren, denen es an entsprechenden lokalisierten Kontakten fehlt (RUSSELL, 1980).

Vor dem Freiwerden der Spermien kommt es zum graduellen Verlust der ektoplasmatischen Spezialisierungen zwischen Sertolizellen und Spermatiden (BRÖKELMANN, 1963; NICANDER,

1967; FOUQUET, 1974; RUSSELL, 1977c; RUSSELL et al., 1980).

Hierbei ist der genaue Zeitpunkt ihres Verschwindens nicht bekannt (RUSSELL, 1984).

Beobachtungen bei einer Vielzahl von Spezies (Meerschweinchen, Chinchilla: FAWCETT/PHILLIPS, 1969; Pferd, Rind, Schwein, Hund, Kaninchen, Meerschweinchen: NICANDER, 1967; Ratte: BRÜCKELMANN, 1963) zeigten den Verlust von ekto-plasmatischen Spezialisierungen zur Zeit der Spermienlösung oder kurz vorher.

Ausnahmen bilden hierbei die Maus, wo derartige Strukturen auch nach der Spermiation beobachtet wurden (ROSS, 1976) beziehungsweise das Opossum mit sehr frühem Verlust von ekto-plasmatischen Spezialisierungen (RUSSELL, 1984).

Im allgemeinen sind zuerst kaudale Kopfregionen der Spermatoide von dem Prozeß betroffen und derartige Bereiche zeigen ebenfalls einen weiteren Interzellularraum (COOPER/BEDFORD, 1976).

Während sich im Rahmen dieses Vorgangs das endoplasmatische Retikulum häufig auflöst und nur eine Spur von filamentartigem Material hinterläßt, können die ekto-plasmatischen Filamentbündel in ihrer ursprünglichen Form gesehen werden (RUSSELL, 1984).

- Die Rolle der ekto-plasmatischen Spezialisierungen der Sertolizelle beim Spermatogenese-prozeß

Es besteht in der Literatur allgemeine Übereinkunft, daß ekto-plasmatische Spezialisierungen eine wichtige Rolle beim Freiwerden der Spermien spielen (VOGL/LIN et al., 1983; VOGL/SOUICY 1985).

Die meisten Autoren sehen ihre Funktion in einer Aufrechterhaltung der interzellulären Adhäsion (BRÜCKELMANN, 1963; NICANDER, 1967; FOUQUET, 1974; FAWCETT, 1975; ROSS, 1976; TOYAMA, 1976; RUSSELL, 1977c; FRANKE et al., 1979).

Da die verlängerten Spermatoiden bis zu ihrem Freiwerden eine beträchtliche Zeit (z. B. 10 oder mehr Tage bei der Ratte) im Tubulus liegen und Desmosomen mit Befestigungs-

funktion fehlen, sieht man ektoplasmatische Spezialisierungen als "enge adhäsive Membranverbindungen", welche das vorzeitige Loslösen der Spermatiden von Sertolizellen verhindern (RUSSELL, 1980; RUSSELL, 1984).

Dies könnte ebenfalls ermöglicht werden durch eine **"Versteifung"** der apikalen Krypten der Sertolizellen, welche somit ihre Konfiguration über längere Zeit aufrecht erhalten können (RUSSELL, 1977c; RUSSELL, 1980; VOGL/SOUCY, 1985).

Der Verlust von ektoplasmatischen Spezialisierungen während dem Spermiationsprozeß könnte somit einen essentiellen Faktor zur erfolgreichen Beendigung der Spermiation darstellen; nicht nur zur Loslösung der Spermatiden, sondern auch für das Zurückziehen des "Mantels" aus differenziertem Sertolizell-Zytoplasma vom Spermatidenkopf (RUSSELL/PETERSON, 1984).

Da zytoskelettale Strukturen enge Verbindung zu den subplasmalemmalen ER-Zisternen zeigen und tief in das Sertolizell-Zytoplasma reichen, können Ektoplasmatische Spezialisierungen als eine **total integrierte Einheit** aufgefaßt werden, welche die Bewegung der verlängerten Spermatiden lumenwärts kurz vor ihrem Freiwerden ermöglicht (RUSSELL, 1980).

Bei diesem Prozeß der lokalen Konfigurationsänderung sollen Aktinfilamente (EKSTEDT et al., 1986), sowie Mikrotubuli (RUSSELL, 1977c) beteiligt sein.

Man nimmt an, daß Lage, Anordnung und Bewegung des oberflächlichen Teils der Sertolizelle durch einen inneren Mechanismus kontrolliert werden (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Ebenfalls werden **metabolische Funktionen** diskutiert: (BRÖKELMANN, 1963; FAWCETT, 1970).

Die AER-Membranen werden in Verbindung gebracht mit einer spezifischen Nährfunktion für die Keimzellen (YASUZUMI et al., 1960), sowie mit einer Steroidhormonproduktion (BIELANSKA-OSUCHOWSKA/SYSA, 1981).

Eine **Beeinflussung der Akrosomenform** wird von VOGL und SOUCY (1985) und SINOWATZ und WROBEL (1981) angenommen.

Die spezielle Verbindung zwischen Sertolizelle und Restzytoplasma beim Erdhörnchen soll der **Retraktion von Restzytoplasma** in Richtung Sertolizellkörper dienen (VOGL/LIN et al., 1983).

Im Gegensatz hierzu spricht das Fehlen von ektoplasmatischen Spezialisierungen zwischen den penetrierenden Sertolizell-Fortsätzen und Restzytoplasmamassen bei anderen Säugetieren für eine einfache Verankerungsfunktion (SAPSFORD/RAE, 1969; FOUQUET, 1974; CLERMONT/MORALES, 1982).

Eine Verwicklung der Fortsätze in einen **Materialaustausch zwischen Sertoli- und Keimzellen** wird ebenfalls diskutiert (NICANDER, 1963; CLERMONT/MORALES, 1982).

Da ektoplasmatische Spezialisierungen nach ihrem Verschwinden gegenüber verlängerten Spermatiden in Fülle im Zusammenhang mit jüngeren Keimzellstadien auftreten, wurde ihre **zyklische Wiederverwertung** in Betracht gezogen (RUSSELL, 1977c; RUSSELL et al., 1980).

Hierbei ist einerseits ein direkter Transfer von ektoplasmatischen Spezialisierungen als intakte Strukturen vom Spermatidenkopf entlang der Sertolizelloberfläche zu jüngeren Keimzellstadien möglich, andererseits könnte der graduelle Abbau von ektoplasmatischen Filamenten dazu dienen, den Aktinpool der Zelle aufzufüllen.

So werden möglicherweise die depolymerisierten Filamente zur Bildung neuer ektoplasmatischer Spezialisierungen für tight junctions und runde und verlängerte Spermatiden reutilisiert (RUSSELL et al., 1980).

3.3.4 TUBULOBULBÄRE KOMPLEXE

Die sogenannten "**tubulobulbären Komplexe**" wurden zuerst beobachtet von RUSSELL und CLERMONT (1976) bei der Ratte, sowie später detaillierter beschrieben (RUSSELL, 1979a; RUSSELL, 1979b; RUSSELL, 1979c). Ebenfalls wurden sie bei einer großen Anzahl von Spezies inklusive Mensch und Rind (NICANDER, 1967), Schwein (OSMAN/PLOEN, 1978), Bandicoot (SAPSFORD/RAE, 1969), Gürteltier (Weaker, 1975), Hamster (GRAVIS, 1978), Chinchilla (FAWCETT/PHILLIPS, 1969), Maus (COOPER/BEDFORD, 1976) beobachtet.

Eine vergleichende Studie der tubulobulbären Komplexe bei ausgewählten Säugetieren liefern RUSSELL und MALONE (1980).

Die Komplexe erscheinen, wenn die Spermatiden ihre Wanderung in Richtung auf die Sertolizell-Spitze vollenden (RUSSELL/CLERMONT, 1976), wenige Tage vor ihrem Freiwerden; zur Zeit wenn die Spermatiden ihre tiefe Lage in den Sertolizell-Krypten verlieren.

Die Bildung der Komplexe geht einher mit der Loslösung von ektoplasmatischen Spezialisierungen von den späten Spermatiden (RUSSELL, 1980).

Zu dieser Zeit liegen die Spermatidenköpfe eingebettet in einem apikalen Fortsatz aus Sertolizell-Zytoplasma und bleiben mit dem Rest der Zelle nur durch einen schmalen Zytoplasmastiel verbunden (RUSSELL/CLERMONT, 1976; RUSSELL, 1980).

An der Wölbung des Kopfes dringen mehrere lange und sehr enge tubuläre Ausläufer der Spermatidenmembran in entsprechende Invaginationen des Sertolizell-Zytoplasmas ein.

Die Ausläufer zeigen an ihrem Ende eine knollenförmige Erweiterung (Bulbus) von ca. 1 μm Durchmesser, gefolgt von einem kleinen, distalen Tubulus.

Man findet tubulobulbäre Komplexe v.a. an der ventralen Seite des Spermatidenkopfes, manchmal auch dorsal ohne Bulbus (RUSSELL/CLERMONT, 1976).

Die Länge der Fortsätze ist bei den Spezies hochvariabel: Bei der Ratte zwischen 3-5 μm (RUSSELL/CLERMONT, 1976), bei anderen Säugetierspezies ist sie in der Regel kleiner als 2 μm lang (RUSSELL/MALONE, 1980).

Eine Ausnahme bildet das Opossum: Hier sind die Tubuli mehr als 8 μm lang (RUSSELL/MALONE, 1980).

Der Interzellularraum auf Höhe der Komplexe ist reduziert auf ca. 4-6 nm (RUSSELL, 1980; RUSSELL/MALONE, 1980).

Im Sertolizell-Zytoplasma, welches den tubulären Teil der Struktur umgibt, häuft sich filamentöses Material an (RUSSELL, 1980; RUSSELL/MALONE, 1980).

In ca. 20 nm Abstand zum Bulbusteil zeigt das Sertolizell-Zytoplasma glatte ER-Zisternen, jedoch keine Filamente (RUSSELL, 1980).

Eine borstenumhüllte Grube ("coated pit") findet sich am Rand der Sertolizell-Invagination gegenüber der Spermatidenaussackung. Feine Fasern erstrecken sich von der Spitze der Spermatidenaussackung und überqueren den Interzellularraum dieser Region (RUSSELL/MALONE, 1980).

Die Zahl der Komplexe variiert bei der Ratte bis zu 24 pro Spermatid (RUSSELL/CLERMONT, 1976); bei anderen Spezies ist ihre Zahl geringer (RUSSELL/MALONE, 1980).

Im Gegensatz zu den tubulobulbären Komplexen zwischen angrenzenden Sertolizellen sind keine tight- oder Gap-junctions als Komponenten dieses Sertoli-Keimzellbindungstyps zu beobachten (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Mehrere Generationen von tubulobulbären Komplexen werden nacheinander gebildet und dann wieder abgebaut (RUSSELL, 1979a; RUSSELL, 1980), bis sie kurz vor dem Freiwerden der Spermien ins Lumen allmählich verschwinden.

Ihr Abbau ist das Ergebnis der Zerstückelung der Spermatidenplasmamembran, gefolgt von einer Resorption durch die Sertolizell-Plasmamembran (RUSSELL/CLERMONT, 1976; RUSSELL, 1980).

- Die Funktion tubulobulbärer Komplexe zwischen Sertolizellen und Keimzellen

1. Tubulobulbäre Komplexe erscheinen genau zu der Zeit, wenn die Spermatiden ihre sichere Lage in den Sertolizellen verlieren; dies entspricht auch dem Zeitpunkt des Verschwindens von ektoplasmatischen Spezialisierungen zwischen Sertolizellen und verlängerten Spermatiden (RUSSELL/MALONE, 1980). Der Spermatidenkopf weist kaum mehr Kontakt zur Sertolizelle auf (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Hieraus wurde gefolgert, daß tubulobulbäre Komplexe die Kopfregion der späten Spermatiden in der Zeit kurz vor ihrem Freiwerden stabilisieren mittels sicherer **Verankerung im Innern des Sertolizell-Zytoplasmas** (RUSSELL/CLERMONT, 1976; RUSSELL, 1980; RUSSELL/MALONE, 1980). Folgende morphologische Kriterien befürworten eine derartige Funktion (RUSSELL/PETERSON, 1985):

- 1) Die filamentösen Verbindungen am distalen Ende des Komplexes.
- 2) Ein mögliches Zurückziehen des Komplexes durch die Sertoli-Filamente, die ihn umgeben.
- 3) Die allgemeine Form des Komplexes, die einem "ballonartigem Anker" ähnelt.

In diesem Zusammenhang könnte eine Auflösung der Komplexe den Prozess der Spermiation begünstigen (RUSSELL/CLERMONT, 1976).

2. Verhindert man die Ausbildung von tubulobulbären Komplexen, so hat dies zur Folge, daß das Spermatiden-Zytoplasma ungenügend entfernt wird (RUSSELL, 1978a; GRAVIS, 1979).

Viele Jahre lang sah man den Verlust von Spermatiden-Zytoplasma als das Ergebnis seiner Abtrennung in Form eines Zytoplasmalappens und der nachfolgenden Loslösung als Restkörper.

Tubulobulbäre Komplexe enthalten jedoch ebenfalls Spermatiden-Zytoplasma, welches durch die Sertolizelle abgebaut wird (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Hieraus läßt sich eine weitere Funktion der tubulobulbären Komplexe ersehen, welche in einer **Eliminierung von überschüssigem Spermatiden-Zytoplasma** besteht (RUSSELL/MALONE, 1980).

Dies geschieht durch den sukzessiven Abbau von tubulobulbären Komplexen während einer spezifischen Periode der späten Spermiogenese.

Der Mechanismus ist kurz vor dem Loslösen der Spermatide von ihrem Restzytoplasma beendet. Mehr als 70% des Spermatiden-Zytoplasmas sollen auf diese Art entfernt

werden (RUSSELL, 1979a; RUSSELL/MALONE, 1980; SPRANDO/RUSSELL, 1987).

3. GRAVIS (1979) sieht die tubulobulbären Komplexe funktionell als Mittel zum **Transfer von Informationen** von der Spermatide zu der Sertolizelle. Dies könnte unter Umständen mithelfen, das Freiwerden der Spermien auszulösen.
4. Im Gegensatz zum Restkörperzytoplasma erscheint das durch tubulobulbäre Komplexe entfernte Zytoplasma "wäßrig" (RUSSELL, 1984), amorph und einschlußfrei (RUSSELL, 1980; RUSSELL/MALONE, 1980).
Der Prozess der wiederholten Eliminierung der wäßrigen Komponente steht unter Umständen im Zusammenhang mit der Kondensation des Materials, welches das Perforatorium des Spermatidenkopfes bildet (RUSSELL, 1984).

3.4 ANDERE POTENTIELLE BINDUNGEN

Bis heute bleibt die Frage nach anderen Bindungsformen zwischen Sertolizellen und Keimzellen nur unzureichend beantwortet (RUSSELL/PETERSON, 1985).

So beispielsweise Mechanismus und Synchronisierung des selektiven Zurückhaltens von Spermatidenrestzytoplasma durch einen bestimmten Zellhaftungstyp, sowie die nachfolgende Phagozytose des Restkörpers im Verlauf des gleichzeitigen Freiwerdens der Spermien während der Spermiation (siehe VOGL/LIN et al., 1983).

Zu dieser Fragestellung ergeben sich nur wenige bzw. keine morphologischen Hinweise, daß Sertolizellen und Restkörper befestigt sind (RUSSELL, 1980; RUSSELL/PETERSON, 1985).

Ein weiteres Beispiel hierfür sind die ausgeprägten, penetrierenden Fortsätze der Sertolizelle, welche das Zytoplasma der verlängerten Spermatiden durchdringen (SAPSFORD et al., 1969; WEBER et al., 1983).

Ihre allgemeine Form und die ausgeprägte Penetration der Spermatiden läßt auf eine mechanische Verankerungsfunktion schließen, durch welche das vorzeitige Ablösen der Sperma-

tiden im Innern der Sertolizell-Krypten verhindert werden kann (RUSSELL, 1984).

Obwohl diese Fortsätze zahlreiche Organellen enthalten (RUSSELL, 1984) und fast den gesamten Keimepithelzyklus über bestehen bleiben (RUSSELL/PETERSON, 1985), zeigen sie bei allen studierten Säugetieren - mit Ausnahme des Erdhörnchens (VOGL/LIN et al., 1983) - keine auffälligen Oberflächenkontakte mit Spermatiden (RUSSELL, 1984) und geben wenig Hinweise auf zytoskelettale Elemente zur Erhaltung ihrer Struktur und Lage (RUSSELL/PETERSON, 1985).

Detaillierte Studien bei Bandicoot und Schaf (SAPSFORD/RAE, 1969; SAPSFORD et al., 1969) demonstrierten bevorzugte Wege der Prozesse im Innern der Spermatiden-Zytoplasmalappen.

Laut Autoren könnte - unter funktionellen Gesichtspunkten - die Möglichkeit bestehen, daß der Hauptteil des Spermatiden-Zytoplasmas vom Schwanzstück ferngehalten wird, um somit die Bildung des Zytoplasmalappens zu einem frühen Spermiogenesezeitpunkt zu ermöglichen.

III. MATERIAL UND METHODIK

Als Untersuchungsmaterial dienten die Hoden von 8 geschlechtsreifen, klinisch gesunden Hengsten unterschiedlicher Pferderassen.

Alle Tiere standen in den Monaten Januar bis Juli zur Kastration an.

Unmittelbar nach der Kastration wurden die Hoden zur Vorfixation mit 2%iger Glutaraldehyd-Lösung (0.1 mol Na-Cacodylat-Puffer, pH 7.2, 310 mOsmol, 4°C) über die Arteria testicularis perfundiert.

Gewebeblöcke von ca. 1mm³ Größe aus unterschiedlichen Lokalisationen wurden nach 2 Stunden entnommen und über weitere 4 Stunden in 6%iger Glutaraldehyd-Lösung (pH 7.2, 310 m Osmol, 4°C) durch Immersion nachfixiert.

Die Untersuchungsproben wurden daraufhin für einen Zeitraum von mindestens 24 Stunden in 0.1 mol Na-Cacodylat-Puffer (pH 7.2, 310 m Osmol, 4°C) gelagert.

Die Kontrastierung der Proben erfolgte mit 1%igem Osmium (VIII)-oxid (Merck) für 3 Stunden.

Die Gewebeblöcke wurden in einer aufsteigenden Azetonreihe entwässert und in Araldit eingebettet.

Um zunächst eine lichtmikroskopische Zuordnung zu den einzelnen Phasen des Keimepithelzyklus zu ermöglichen, wurden von allen Gewebeproben Semi-Dünnschnitte angefertigt und diese mit Methylenblau gefärbt.

Aus geeigneten Blöcken wurden weiterhin von ausgewählten Tubuluslumina Ultra-Dünnschnitte auf einem LBK-Ultratom III, Typ 8801 A, mit Glasmessern angefertigt und anschließend in einem elektronisch gesteuerten Kontrastiergerät LKB 2168 "Ultrastainer" mit 2%igem Uranylacetat und Bleizitrat nachkontrastiert.

Die elektronenoptische Auswertung und Anfertigung von Fotografien erfolgte an einem Elektronenmikroskop Em 101 (Siemens).

Die in den elektronenmikroskopischen Abbildungen eingefügte Linie entspricht, wenn nicht anders vermerkt, einer Länge von 1 μm .

IV. BEFUNDE

Eine umfassende und detaillierte Beschreibung repräsentativer Zellstrukturen, die im Laufe des Keimzellzyklus keine auffallenden Veränderungen zeigen, erfolgt in Phase 1. In der weiteren Befunderhebung wird nur auf signifikante morphologische Unterschiede zwischen den einzelnen Phasen eingegangen.

PHASE 1

Nach Abgabe von reifen Spermien in das Lumen (Abb. 1,L) umfaßt das Keimepithel nur noch 3 Zellagen. Diese bestehen aus Spermatogonien längs der Basalmembran und lumenseitig anschließenden primären Spermatozyten im ausgeprägten Pachytän (Abb. 1,Spg,SZI). Runde Spermatiden der Kappenphase bilden den Epithelabschluß (Abb. 1,Spt). Die lumenseitige Häufung apikaler Sertolizellausläufer und Restzytoplasma-massen ist weitgehend verschwunden. Vereinzelt beobachtet man die Phagozytose von Restkörpern in apikale Sertolizellbereiche (Abb. 3,RK,SZ).

Als auffälliges Merkmal der Sertolizelle zeigen großflächige, lumennahe Zytoplasmabereiche zahlreiche dicht benachbarte Hohlräume, die optisch "leer" erscheinen.

Es handelt sich hierbei um ehemalige Sertolizell-Krypten, welche die verlängerten Spermatiden enthielten.

(Abb. 1,3, 4, *).

Ihre subplasmalemmalen Randbezirke weisen Reste von ER-Profilen (Abb. 4, ➡) und filamentösen Verdichtungen (Abb. 4, ◀) auf.

Die Sertolizelle der Phase 1 erscheint zu früheren Zeitpunkten noch schmal und langgestreckt (Abb. 1,SZ); danach ziehen sich ihre apikalen Zytoplasmabezirke in Richtung auf die Tubulusperipherie zurück und der Zelleib wird zunehmend breiter und kompakter.

Die Sertolizell-Kerne der Phase 1 liegen vornehmlich basal, entweder in enger Nachbarschaft zur Basalmembran oder auf Höhe der zweiten Keimepithellage (Abb. 1,2a,N).

Im allgemeinen zeigen Sertolizell-Kerne im Verlauf des Keimepithelzyklus einerseits basale Lage, werden jedoch in

bestimmten Phasen als unterschiedlich weit lumenwärts verlagert beobachtet (Abb. 7b,19a,N).

In beiden Lokalisationen nehmen sie einen relativ großen Umfang des Zytoplasmas ein; oft wird die Sertolizelle bei lumenwärts gelagerten Kernen nur noch durch einen schmalen Zytoplasmasaum von den umgebenden Keimzellen getrennt (Abb. 7b,19a, ←).

Generell zeigen die unregelmäßig geformten, ovalären Kernausschnitte Längsachsen, die senkrecht zur Basalmembran orientiert sind. Während gedrungene, breite Formen bei basalen Kernen dominieren, nehmen luminal verlagerte Kerne ausnahmslos langgestreckte Gestalt an (Abb 7b,N).

Viele Kernanschnitte lassen zahlreiche, mäßig tiefe Einkerbungen erkennen, welche eine Fülle von Filamenten und Polyribosomen beinhalten (Abb. 6a,6b,F,PR).

Die Kernmembran erscheint in unregelmäßigen Abständen durch zahlreiche Kernporen unterbrochen (Abb. 6a, →).

Die Lamina fibrosa liegt als schmale, helle Zone dem inneren Blatt der Kernhülle an (Abb. 6b,LF).

Das elektronenoptisch relativ hell erscheinende Nukleoplasma besteht zum überwiegenden Teil aus Euchromatin von feiner fibrogranulärer Konsistenz (Abb. 6b,Ec).

Geringere Anteile an Heterochromatin erscheinen als stark elektronendichte, kompakte Inseln unterschiedlicher Ausdehnung (Abb. 6b,Hc).

Sie sind unregelmäßig über den gesamten Kern verteilt und konfluieren teilweise (Abb. 7b,Hc).

Daneben treten kleinere umschriebene Heterochromatinbezirke von mehr granulärer Beschaffenheit auf (Abb. 9, →).

Kleinere periphere Heterochromatinansammlungen verteilen sich unregelmäßig auf Kernrandbereiche (Abb. 6b,9,PH).

Der Nukleolus (Abb. 9,11,Nl) liegt meist zentral und zeigt Dreiteilung:

Sein zentraler Teil wird lateral flankiert von zwei kleineren, elektronendichten und kompakt erscheinenden Satellitenkaryosomen. Bei größerer Auflösung zeigt sich ihre granuläre Konsistenz (Abb. 9,11,SAT).

Der Nukleolus erscheint größtenteils sehr dunkel, weist jedoch zahlreiche Aufhellungsbereiche auf in Form von multiplen, punktförmigen, rundlich bis ovalen Inseln mit fibrogranulärem Inhalt von unterschiedlicher Elektronendichte (Abb. 11, *).

Eng benachbart zum Nukleolus erscheinen Kernkörperchen (mittlerer Durchmesser $0,35 \mu\text{m}$) aus granulärem Material mäßiger Elektronendichte (Abb. 9, 11, KK).

Die luminal verlagerten Kerne lassen - im Vergleich zu den basal gelegenen - ein insgesamt dichter erscheinendes Nukleoplasma erkennen.

Der Kern wird peripher vollständig umgeben von einer organellenfreien, filamentreichen Zone mit einer Breite von ca. $0,35 \mu\text{m}$ (Abb. 6b, ➡). Als kernnahe Organellen schliessen sich v.a. eine größere Anzahl an Mitochondrien, kurz tubulärem RER und Polyribosomen an diese perinukleäre Zone an (Abb. 6a, 6b, M, RER, PR).

In supranukleären Bereichen werden einzelne oder mehrere Golgi-Felder gefunden. Sie bestehen aus wenigen, kurzen und dilatierten Golgi-Sacculi mit gewundenem Verlauf und endzisternalen Erweiterungen. Gelegentlich wird in der Mitte ein Zentriol angeschnitten.

Zahlreiche Mitochondrien vom crista-Typ durchziehen alle Zytoplasmateile; in basalen Regionen sind sie meist wahllos orientiert und erscheinen abgerundet, in peri- und supranukleären Lokalisationen dominieren langgestreckte, längsachsenorientierte Formen. Das endoplasmatische Retikulum durchzieht in seiner rauen Form (RER) vorwiegend basale Zellteile in gewundenem Verlauf (Abb. 2a, RER).

Konzentrische Anordnung, in meist mehreren Lagen um einzelne oder Gruppen von zytoplasmatischen Einschlüssen, wird ebenfalls beobachtet. Lange RER-Profile ziehen lateral des Kerns in Richtung Lumen (Abb. 2a, ➡).

Weiterhin beobachtet man RER oft in subplasmalemmalen Bereichen, in parallelem Verlauf zu Zellgrenzen.

(Abb. 2a, ←).

In basalen Zellteilen finden sich zahlreiche zytoplasmatische Einschlüsse:

Man sieht größere, sekundäre Lysosomen mit vorwiegend hellen, vakulären Einschlüssen (Abb. 1,2a, Ly), sowie einzelne, große, stark elektronendichte Lipidtropfen rundlicher Form (Abb. 2a, LI).

Gelegentlich werden einzelne lamelläre Einschlüsse angeschnitten. Es handelt sich bei diesen um membrangebundene Körper von rundlicher bis länglicher Form mit konzentrisch orientierten, mäßig elektronendichten Lamellen im Inneren, die wellenförmig um ein helles Zentrum verlaufen (Abb. 20a, LE).

Lipidvakuolen erscheinen vereinzelt basal und in supranukleärer Lage. Sie erscheinen im allgemeinen als transparente, helle Körper mit annähernd gleichen Durchmessern. Dunkle, elektronendichte Schollen sind der Membran aufgelagert. Im Inneren der Vakuolen zeigen sich teilweise sehr helle Einschlüsse (Abb. 5, 18b, LV).

Weiterhin beobachtet man im basalen Zytoplasma - in engem Kontakt zu endoplasmatischem Retikulum und Lipid - zahlreiche Microbodies als kleine, membrangebundene Körper mäßiger Elektronendichte mit fibrogranulärem Inhalt. Sie weisen einheitliche Durchmesser von 0,25 μm auf und sind auch weiterhin in allen Phasen nachweisbar (Abb. 2a, 10a, 17, 21, Mb).

Das Zytoplasma ist reich an Mikrofilamenten, besonders konzentriert in der perinukleären, organellenfreien Zone, in enger Nachbarschaft zur Basalmembran und in Bereichen spezialisierter Zellkontakte mit Nachbar-Sertolizellen und Keimzellen (Abb. 2a, F).

Mikrotubuli erscheinen überall im Zytoplasma als englumige, langgestreckte Schläuche, verlaufen jedoch besonders konzentriert im Hauptstamm, sowie in apikalen Sertolizell-Fortsätzen längs zur Zellachse. Im Gegensatz zu vielen anderen Phasen sind sie jedoch in Phase 1 nicht auffällig.

In allen Phasen erscheinen im gesamten Kontaktbereich der Sertolizelle zur Basalmembran Hemidesmosomen in Form von

filamentös verdichteten Bändern auf der Sertolizellseite (Abb. 6a, BM, HD).

In Angrenzungsbereichen von Spermatozyten zu Sertolizellen lassen sich große Mengen von Gap junctions erkennen als fokale Kontaktzonen, an denen gegenüberliegende Plasmamembranen konvergieren (Abb. 2a, ◀).

Die Spermatozyten zeigen an ihrer Oberfläche ausgeprägte desmosomale Kontakte zu Sertolizellen. Die Filamentkondensation erscheint asymmetrisch und ist besonders gut auf der Sertolizellseite ausgebildet.

Umfangreiche Filamentzonen werden generell bevorzugt an basolateralen Kontaktbereichen zum Stamm der Sertolizelle beobachtet (Abb. 7a, ←).

Desmosomen werden in geringen Mengen auch an Kontaktflächen zu Spermatogonien gesehen (Abb. 10a, 17, ←). Speziell bei den runden Spermatiden der Phase 1 erscheinen sehr ausgeprägte Filamentverdichtungen im Bereich des späteren Kappenpols, jedoch noch ohne angeschlossene ektoplasmatische ER-Membranen (Abb. 2b, →).

Desmosomen zwischen Sertolizellen erscheinen im elektronenmikroskopischen Bild als symmetrische Filamentverdichtungszonen regelmäßig im Verlauf der tight junction-Komplexe (Abb. 2a, ➡) und sind in allen Phasen an lateralen Kontaktbereichen feiner luminaler Sertolizell-Zytoplasmaausläufer zu erkennen (Abb. 3, ➡ ◀).

Im basalen Zellteil erscheinen ausgedehnte tight junction-Komplexe zwischen benachbarten Sertolizellen. Sie beginnen kurz oberhalb der Basalmembran und verlaufen als durchgehende Verbindungsstrecken zwischen angrenzenden Spermatozyten.

Weiterhin sind sie zentral vom Niveau der Spermatogonien zu beobachten. Der Bindungsverlauf variiert stark; erscheint jedoch meist leicht gewunden, in senkrechtem Verlauf zur Basalmembran. Daneben treten auch s-förmige Windungen auf in Parallelorientierung zur Tubulusbasis.

In größerer Auflösung stellen sich die tight junctions dar als zahlreiche, fokale Membranverschlüsse (Abb. 2a, *→) mit regelmäßig angeschlossenen, subplasmalemmalen ekto-plasmatischen Spezialisierungen (Abb. 2a,ES).

Regelmäßig erscheinen im Bindungsverlauf größere Mengen von Desmosomen, die sich elektronenoptisch als symmetrische, dunkle Filamentbänder darstellen und zwischen die tight junctions eingefügt sind (Abb. 2a, ➡).

Im Bereich der desmosomalen Bindung zwischen Sertolizellen ist der Interzellularraum meist vollständig verdichtet, erscheint jedoch gelegentlich etwas aufgeheilt.

Besonders augenfällig und stets vorhanden sind sie im Anheftungsbereich der tight junctions an Keimzellen (Abb. 12b, ➡), sowie an Kontaktstellen von drei aneinandergrenzenden Sertolizellen (Abb. 2a, ➡).

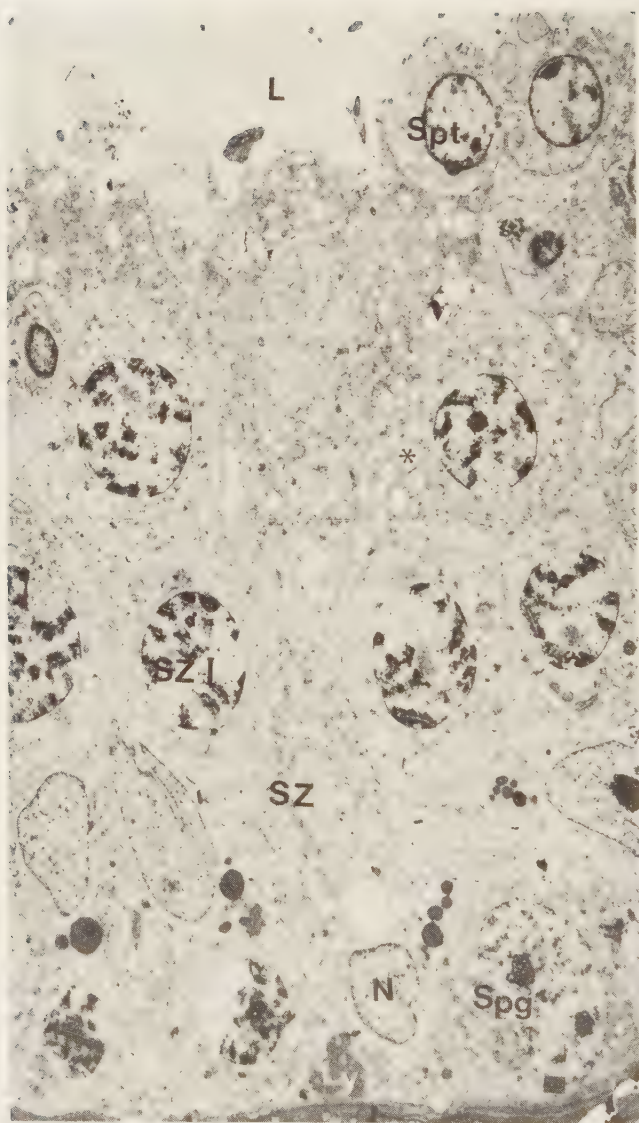


Abb.1.: Ultrastruktur der Sertolizelle im Keimepithel in der Phase 1 des Keimepithelzyklus.

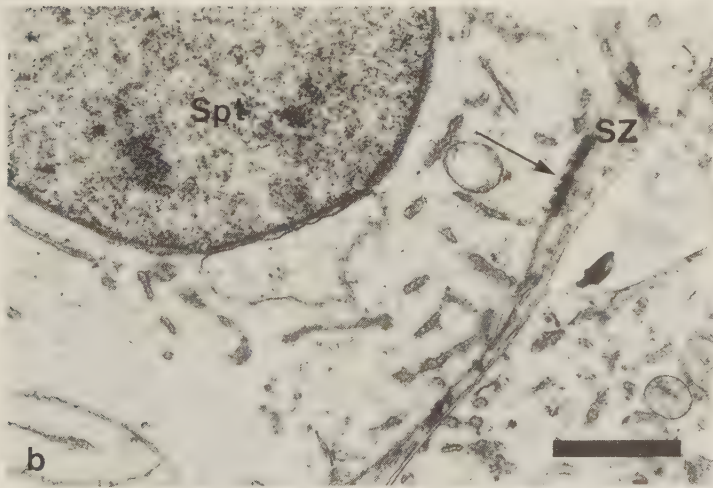


Abb. 2a: Basales Zytoplasma der Sertolizelle mit Organellen und Zellbindungen. Phase 1.

Abb. 2b: Desmosomen (—→) zwischen einer Spermatide in der Kappenphase (Spt) und einem apikalen Sertolizell-Ausläufer (SZ). Phase 1.

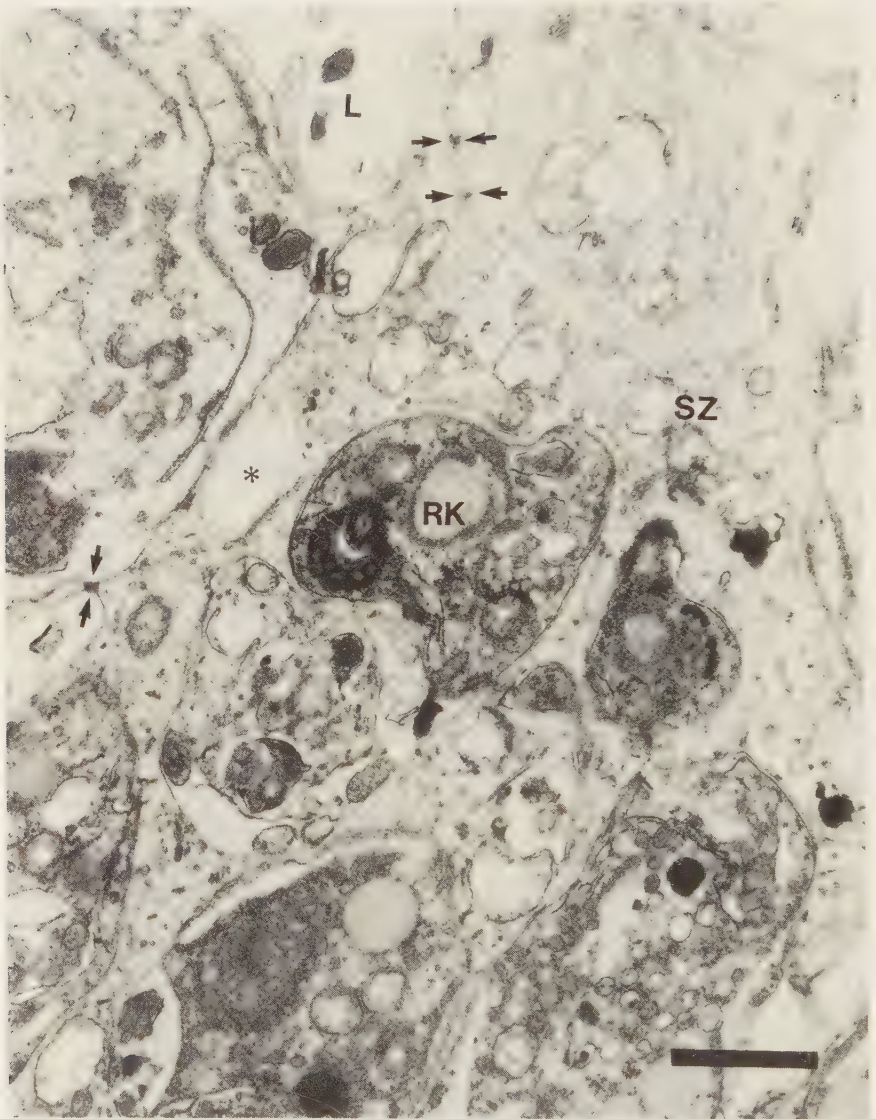


Abb. 3: Apikales Zytoplasma der Sertolizelle (SZ). Phagozytose von Restkörpern (RK). Desmosomen zwischen feinen luminalen Sertolizell-Ausläufern (↔ ↔) Phase 1.

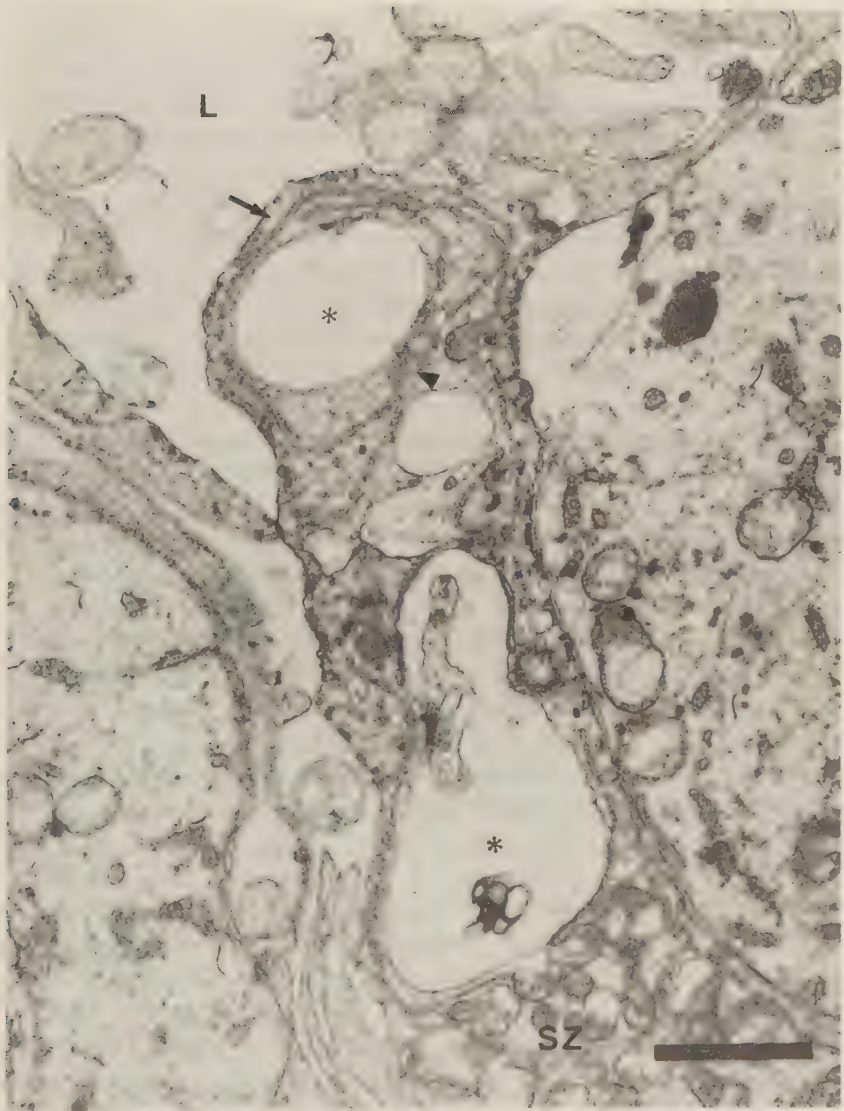


Abb. 4: Apikales Zytoplasma der Sertolizelle (SZ) mit "leeren" Sertolizell-Krypten (*). Phase 1.

PHASE 2

Neben Spermatogonien an der Tubulusbasis bilden primäre Spermatozyten im Leptotän und Diplotän die aufeinanderfolgenden Keimzellagen der Phase 2. Als lumenseitige Begrenzung des Keimepithels erscheinen Spermatiden der frühen Akrosomenphase (Abb. 8a,b,Spt) mit ihren Restzytoplasmamassen (Abb. 8a,RZ).

Der Zytoplasmastamm der Sertolizelle, der sich zwischen den Keimzellstadien ausbreitet, erscheint langgestreckt und schmal (Abb. 5,SZ). Die "leeren" Zytoplasmahöhlen der Phase 1 sind auch weiterhin lumennah zu beobachten.

Die Sertolizell-Kerne liegen einerseits basal (Abb. 5,N) und sind zusätzlich in lumennaher Lage anzutreffen (Abb. 7b,N) - eng benachbart zu Spermatiden (Abb. 7b,Spt). Hierbei wird der akrosomale Pol der Spermatide bis etwa auf Höhe der halben Kernlänge beobachtet (Abb. 7b, ←).

Auffallend große Mengen langgestreckter, längsachsenorientierter Mitochondrien verlaufen - in enger Nachbarschaft zum endoplasmatischen Retikulum - im Sertolizellstamm (Abb. 5,M).

Weitere Konzentrierungen von Mitochondrien bestehen in periakrosomalen Regionen und apikalen Zytoplasmaausläufern (Abb. 8a,b,M).

Große RER- Und AER-Massen ziehen gemeinsam im Sertolizellstamm in parallelem Verlauf lumenwärts, wobei langgestreckte, längsachsenorientierte Profile dominieren (Abb. 5, —→ ; Abb. 7a,AER,RER). Konzentrische RER-Schläuche umgeben Lysosomen im basalen Zytoplasma (Abb. 6a,RER,Ly). Größere Mengen dicht gepackter, dilatierter AER-Zisternen werden periakrosomal beobachtet (Abb. 8b,AER).

Die in dieser Phase besonders auffallend erscheinende, supranukleär lokalisierte Golgi-Einheit (Abb. 7a,GA) zeigt ausgeprägte vakuoläre Enddilatationen (Abb. 7a,GV). Zahl-

reiche Vesikel mit glatter Oberfläche und hellem, homogenem Inhalt liegen in enger Nachbarschaft (Abb. 7a,V).

Zahlreiche, längsachsenorientierte Mikrotubuli konzentrieren sich v.a. in supranukleären Stammbezirken und periakrosomalen Zytoplasmaausläufern.

Das basale Zytoplasma enthält Einschlüsse in Form von einzelnen primären und mehreren Gruppen sekundärer Lysosomen (Abb. 5,6a,Ly). Daneben treten einzelne, elektronendichte Lipidtropfen auf (Abb. 5,7a,LI). Helle Lipoidvakuolen sind lateral und oberhalb des Kerns, sowie nahe der Basalmembran lokalisiert (Abb. 5,7b,LV).

Die gesamte Oberfläche der primären Spermatozyten (Abb. 7a,SZI) zeigt eine auffallend hohe Zahl an Gap junctions (Abb. 7a, ←).

Ausgeprägte desmosomale Kontakte zwischen primären Spermatozyten und Sertolizellen werden v.a. in basolateralen Anheftungsbereichen gefunden (Abb. 7a, ←).

Der ovale bis birnenförmige Spermatidenkern liegt jetzt dem Plasmalemm der Spermatide direkt auf und ist lumenabgewandt orientiert (Abb. 8a,8b,Spt).

Akrosomale Anheftungsbezirke zu Sertolizellen zeigen beginnende ektoplasmatische Differenzierungen (Abb. 8a,8b,ES). Hierbei erscheinen in Sertolizellen zahlreiche, kleine, subplasmalemmale Filamentverdichtungen an Kontaktbereichen zur Akrosomenkappe.

Im Bereich der Filamentzonen erscheinen die Interzellularräume meistens verschmälert und verdichtet.

Im weiteren Entwicklungsverlauf wird die Filamentkondensation ausgeprägter und die Bezirke dehnen sich aus.

Anfänglich lassen sich nur wenige kurzstubuläre und nicht zusammenhängende ektoplasmatische ER-Zisternen in zytoplasmawärts anschließenden Bereichen nachweisen

(Abb. 8a, ◀), die sich jedoch bis zum Ende der Phase hin zunehmend verlängert haben. Aus basalen Zellteilen ziehen AER-Stränge und Mitochondrien in periakrosomale Regionen und reichern sich dort an (Abb. 8b,AER,M).

Außerhalb des akrosomalen Kappenbereiches treten keine auffälligen Bindungsspezialisierungen zwischen den Sertolizell-Ausläufern und dem lumenwärts abgedrängten Spermatidenrestzytoplasma auf (Abb. 8a, SZ, RZ).

In diesem Bereich erscheint der Bindungsverlauf sehr unregelmäßig. Teilweise sind die Plasmalemmata sehr eng aneinandergelegt, in anderen Bereichen weichen sie stark auseinander und lassen helle Interzellularräume frei.

(Abb. 8a, $\Rightarrow$).

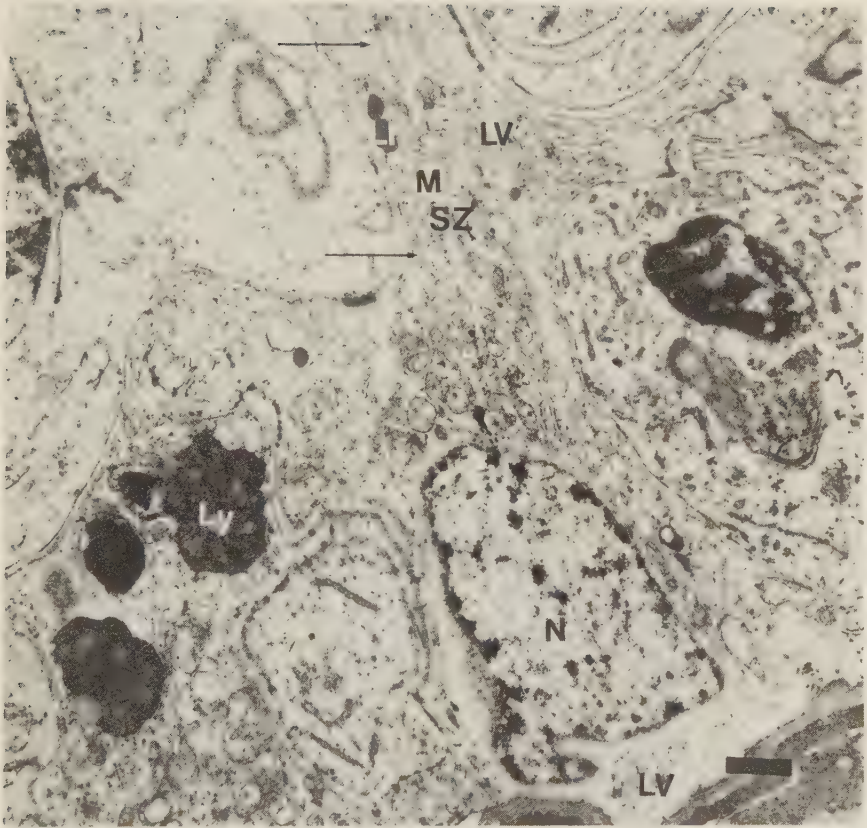


Abb. 5: Übersicht über das basale Zytoplasma der Sertolizelle (SZ) mit Organellen und Zellbindungen. ER-Massenbewegung im Sertolizellstamm (→) Phase 2.

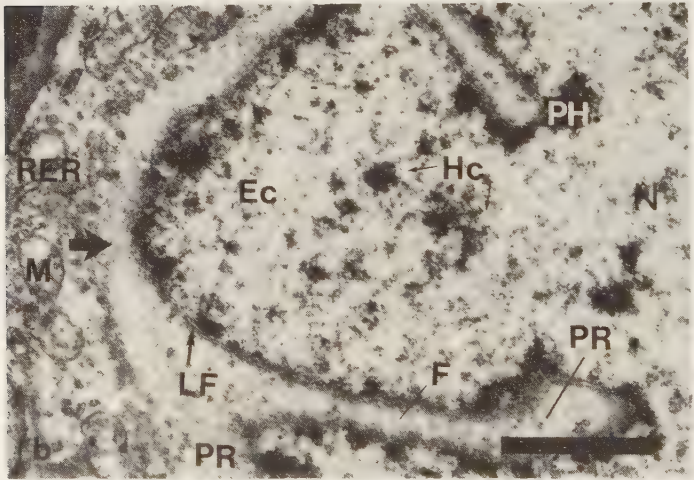
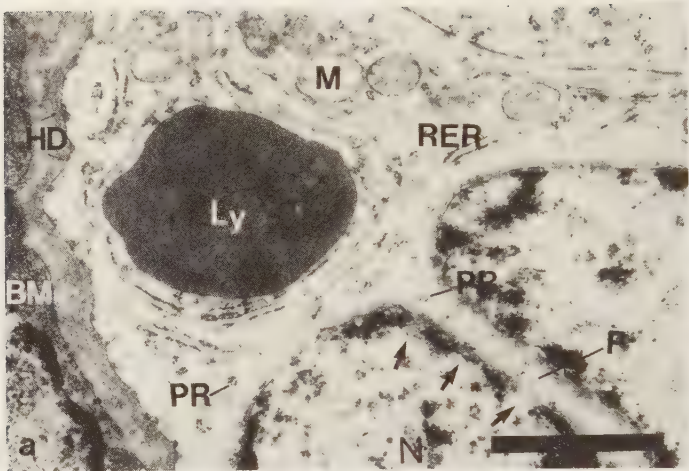


Abb 6a: Basales Zytoplasma der Sertolizelle.
Sertolizellkern/Detail (N). Phase 2

Abb. 6b: Basales Zytoplasma der Sertolizelle.
Sertolizellkern/Detail (N) und kernnahe
Organellen. Phase 2.



Abb. 7a: Supranukleäres Zytoplasma der Sertolizelle mit Organellen und Zellbindungen zu primären Spermatozyten (SZI). Phase 2.

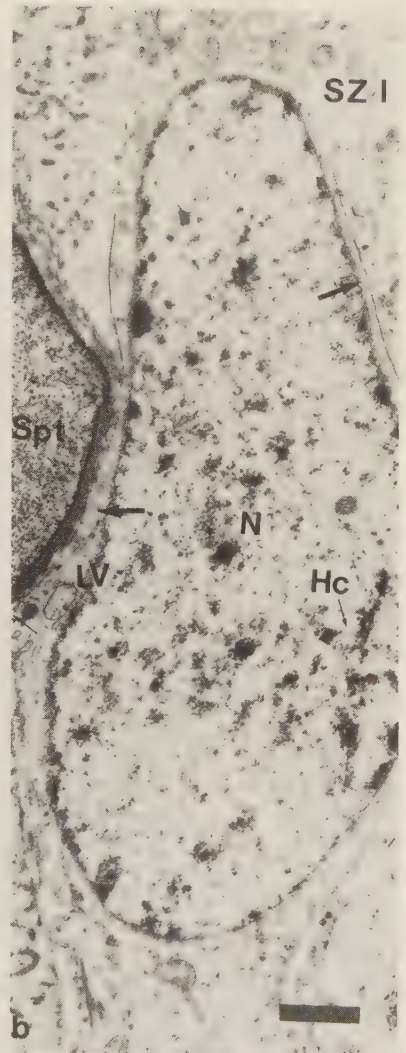


Abb. 7b: Apikales Zytoplasma der Sertolizelle. Der luminal verlagerte Sertolizellkern (N) wird nur noch durch einen schmalen Zytoplasmasaum von den umgebenden Keimzellen (Spt, SZI) getrennt. Phase 2.

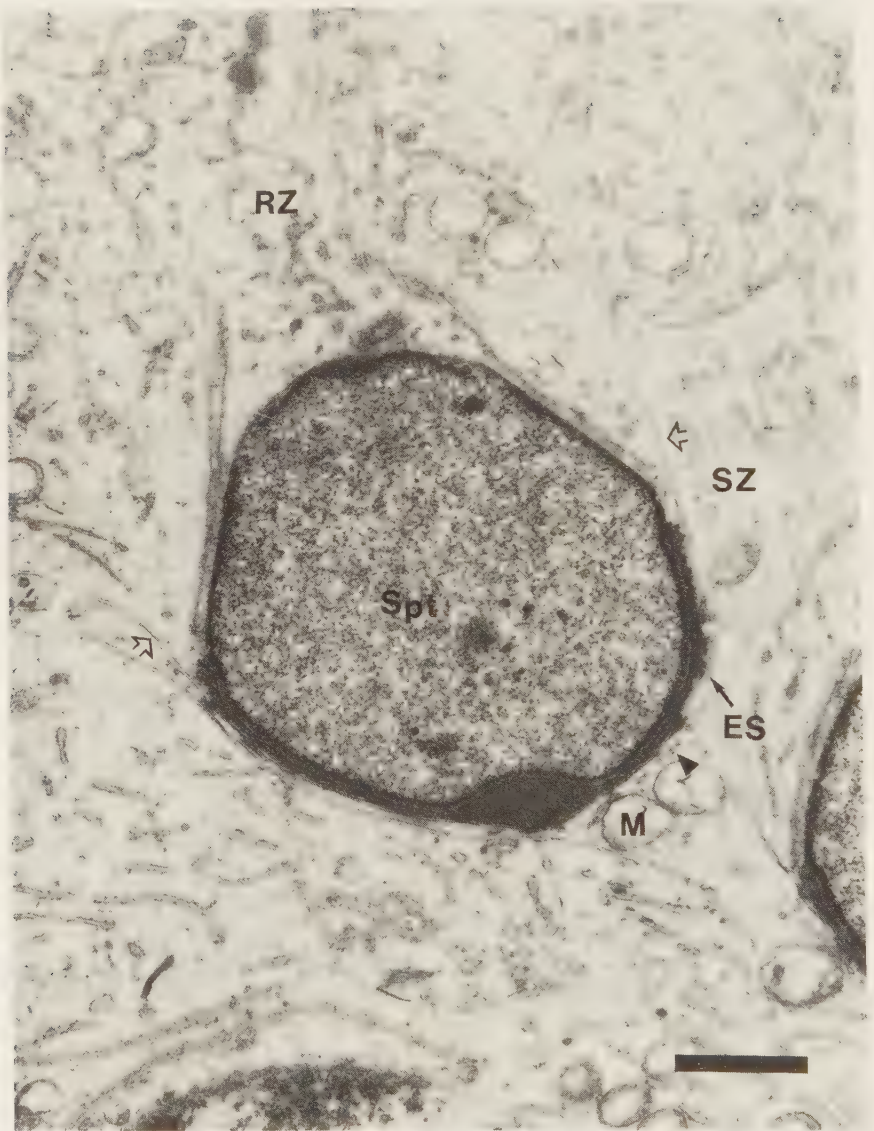


Abb. 8a: Kontaktbereich einer Spermatide der frühen Akrosomenphase (Spt) zu lumennahen Ausläufern der Sertolizelle (SZ). Phase 2.



Abb. 8b: Akrosomaler Kontaktbereich einer Spermatide der frühen Akrosomenphase (Spt) zu lumennahen Ausläufern der Sertolizelle (SZ). Detailvergrößerung. Phase 2.

PHASE 3

Die Spermatiden befinden sich jetzt in der ausgeprägten Akrosomenphase und liegen gruppenweise in tieferen Bereichen der Sertolizelle eingebettet. Ihr Kern hat sich weiter gestreckt und beginnt seine Abflachung (Abb. 10b, Spt). Zunehmend lumenwärts abgedrängte Restzytoplasmamassen, sowie apikale Sertolizellausläufer mit "leeren" Spermatidenhohlräume bilden den Epithelabschluß. Weiter basal anschließend sind die gleichen Keimzellstadien wie in Phase 2 aufzufinden.

Zu Beginn der Phase erscheint das Sertolizell-Zytoplasma noch schmal und gestreckt und enthält luminal verlagerte, längliche Kerne. Eng benachbart zum apikalen Kernpol liegt der akrosomale Spermatidenbereich.

Zu späteren Zeitpunkten teilt sich ein breiter, gedrungener Sertolizellenstamm mit basal liegendem Kern rasch auf in zahlreiche Zellfortsätze, welche die einzelnen Keimzellstadien umgeben (Abb. 9, SZ, N).

Größere Mengen an Mitochondrien sind in allen Teilen der Zelle zu beobachten.

In basalen Bereichen sind sie gruppenweise wahllos orientiert. Es dominieren rundliche Formen (Abb. 9, 10a, M).

Weiterhin verlaufen schlanke, längliche Mitochondrien parallel zur Zellachse im Sertolizellstamm bis in lumen-nahe Zytoplasmaausläufer.

Größere Mengen der in dieser Phase dominierenden rauhen Komponente des endoplasmatischen Retikulums findet man im basalen Zytoplasma parallel zu Zellgrenzen (Abb. 9, RER). Weiterhin bilden sie enggelagerte konzentrische Stapel um zytoplasmatische Einschlüsse (Abb. 9, ).

Einzelne Stapel parallel verlaufender Golgi-Zisternen mit bulbösen Enderweiterungen erscheinen im supranukleären Zytoplasma. Es werden jedoch keine vesikulären Elemente in ihrer Nähe beobachtet.

Mikrotubuli sind besonders konzentriert in den langgestreckten Sertolizellkörpern der frühen Phase 3 und außer-

dem stark akkumuliert nahe der ektoplasmatisch umgebildeten Kontaktbereiche zu verlängerten Spermatiden.

Große Mengen elektronendichter Lipidtropfen im basalen Zellteil stellen in dieser Phase die auffallendste Komponente der zytoplasmatischen Einschlüsse dar.

Sie liegen als rundliche Körper variierender Größe (Durchmesser 0,27-1,37 μm) gruppenweise nahe der Basalmembran (Abb. 10a, LI) oder einzeln verstreut auf höherer Ebene (Abb. 9, LI).

Desweiteren beobachtet man einzelne, helle Lipoidvakuolen, sowie mehrere sekundäre Lysosomen größerer Dimension im basalen Zytoplasma (Abb. 9, LV, Ly).

Im Sertolizellstamm werden Restkörper im Migrationsstadium angeschnitten (Abb. 9, RK). Zahlreiche Sertolizytoplasmaausläufer umgeben diese membrangebundenen (Doppelmembran) Körper von kugeliger Gestalt.

Ihr Inneres beherbergt äußerst heterogene Strukturen:

Eingebettet in eine fibrogranuläre Grundsubstanz, erscheinen in ihrem Zentrum dicht agglomerierte Membranwindungen in Form von tubulären und rundlichen Körpern größerer Elektronendichte (Abb. 9, *). Ovale, membrangebundene Einschlusskörper mit fibrogranulärem Material konzentrieren sich peripher (Abb. 9, ←).

Weiterhin sind elektronendichte Haufen von granulärer Beschaffenheit (Abb. 9, ➡), sowie vereinzelt, stark osmiophile Tropfen (Abb. 9, ←) in ihrem Inneren verteilt.

Die primären Spermatozyten in Lepto- und Diplotän zeigen, wie schon in Phase 2 beobachtet, große Mengen an Desmosomen (Abb. 10a, ◀) und Gap junctions (Abb. 9, ▶).

In akrosomalen Anheftungsbereichen der Spermatiden zeigen Sertolizellen in regelmäßigen Abständen umschriebene subplasmalemmale Filamentverdichtungen (Abb. 10b, ←) mit einer zytoplasmawärts angeschlossenen, größtenteils zusammenhängenden Lage aus AER-Zisternen in annähernd parallelen Verlauf zur Spermatidenachse.

Die ektoplasmatischen Spezialisierungen sind gut entwickelt, und reichen generell nicht über den perinukleären Endwulst der Spermatiden hinaus.

In filamentösen Anheftungsbereichen werden einerseits konvergierende Plasmamembranen mit hellem Interzellularraum; sowie auch vollständige Verdichtungen beobachtet.

Die Interzellularräume der Zwischenbindungsgebiete stellen sich meist hell und erweitert dar (Abb. 10b, ←).

Am apikalen Pol des Akrosoms - im Bereich der Grenzen des ehemaligen Akrosomengranulums - erscheinen die filamentösen Verdichtungen der Sertolizelle besonders stark ausgeprägt und sind eng benachbart (Abb. 10b, ➡).

Im Gegensatz zu den lateralen Seiten der verlängerten Spermatiden ist der gesamte Interzellularraum im apikalen Bindungsgebiet schon frühzeitig von starker Verdichtung betroffen und erscheint zusammenhängend verengt.

Im weiteren Verlauf von Kernabflachung und Verlängerung der Spermatiden vergrößert sich dementsprechend auch die Anheftungsfläche der ektoplasmatischen Spezialisierungen; die Sertolizell-Krypten vertiefen sich zunehmend und die Filamente verdichten sich weiter.

Gegen Phasenende hin sind mehrere parallele Lagen von AER-Zisternen periakrosomal zu beobachten (Abb. 10b, AER).

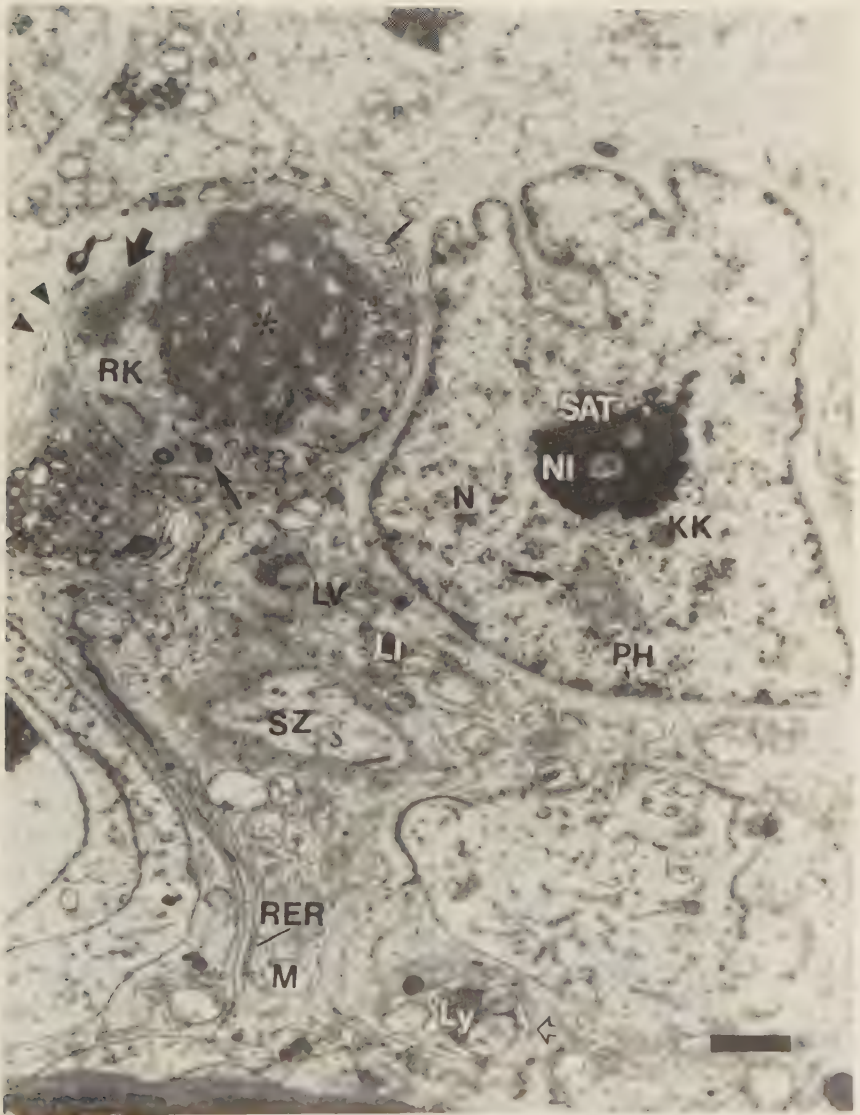


Abb. 9: Übersicht über das basale Zytoplasma der Sertolizelle (SZ) mit Organellen und Zellbindungen. Phase 3.

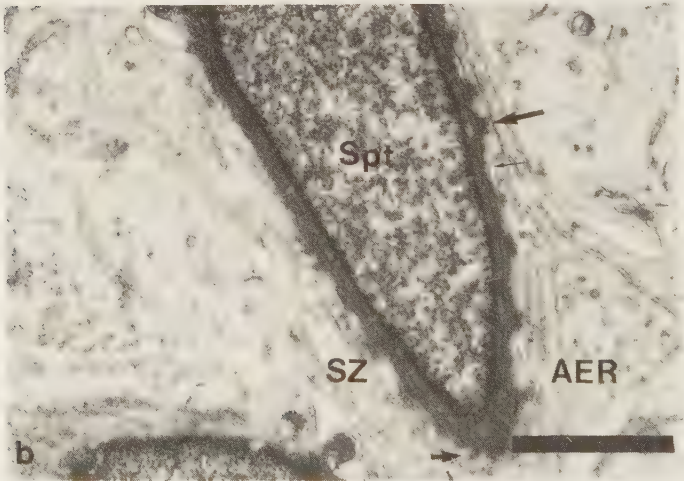
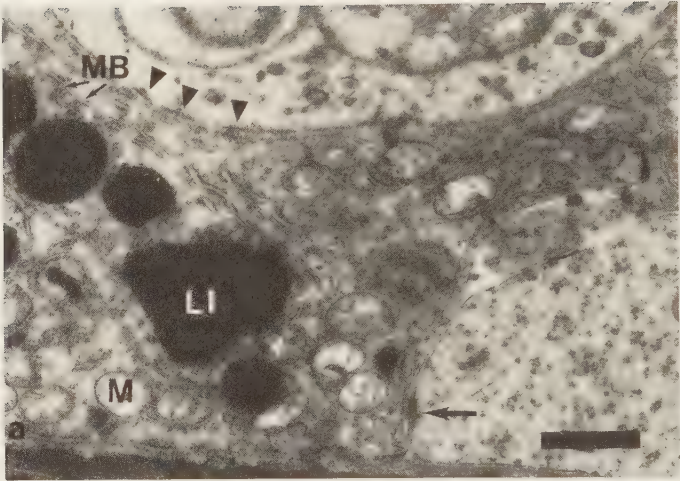


Abb. 10a: Basales Zytoplasma der Sertolizelle mit zahlreichen Lipideinschlüssen (LI). Phase 3.

Abb. 10b: Akrosomaler Kontaktbereich einer Spermatide der ausgeprägten Akrosomenphase (Spt) zum Zytoplasma der Sertolizelle (SZ). Späte Phase 3.

PHASE 4

An Spermatogonien längs der Basalmembran schließen sich primäre Spermatozyten an, die sich im Zygotän der meiotischen Prophase befinden. Weiter luminal folgen primäre Spermatozyten der Diakinese.

Die verlängerten Spermatiden, die sich am Ende der Akrosomenphase befinden, haben sich zunehmend basalwärts verlagert und liegen als langgestreckte, keilförmige Zellen eingebettet in tiefe Sertolizell-Krypten, meist gebündelt mit anderen Spermatiden (Abb. 13,Spt).

Bei den weiter lumenwärts abgedrängten Restzytoplasmasmassen fällt abweichend zu vorher beschriebenen Phasen eine beginnende Abschnürung des Zytoplasmas durch die Sertolizellen auf. Gelegentlich werden helle penetrierende Hohlräume im Inneren des Restzytoplasmas angeschnitten.

In apikalen Sertoliregionen tauchen gelegentlich noch leere Spermatidenhohlräume auf, welche geringfügige Filamentverdichtung und nur noch andeutungsweise ER-Zisternen im subplasmalemmalen Bereich aufweisen.

Der breite Sertolizellstamm beherbergt einen großen basal gelegenen Kern (Abb. 11,12a,N) und schließt auffallend große Mengen membrangebundener Vesikel unterschiedlicher Größe und Elektronendichte ein.

Neben zahlreichen hellen Vesikel unterschiedlicher Durchmesser und glatter Oberfläche (Abb. 12a,V) beobachtet man auch größere, borstenumhüllte Vesikel mit fibrogranulärem Inhalt (Abb. 12b,V).

Die Einschlüsse erscheinen v.a. im supranukleären Zytoplasma, in der Nähe des markanten Golgi-Feldes (Abb. 12b,GA), werden aber auch oft in engem Kontakt zu den auffallenden mikropinozytotischen Bereichen dieser Phase beobachtet (Abb. 12a,V). Intensive Mikropinozytoseaktivität ist v.a. an lateralen Angrenzungsbereichen der Sertolizelle zu primären Spermatozyten in Form von abgeschnürten Mikropinozytosevesikeln zu beobachten (Abb. 11,12a,Pi,SZ I).

Es dominieren primäre Lysosomen von rundlicher Form und sehr variierender Größe mit zahlreichen, elektronendichten

Granula in ihrem Inneren, lokalisiert in Stammbereichen und basalen Zellteilen (Abb. 11,12a,12b, Ly).

In weitaus geringeren Maß sind sekundäre, pleomorphe Lysosomen mit hellen vakuolären Einschlüssen nahe der Basalmembran anzutreffen (Abb. 11, Ly).

Gelegentlich werden einzelne, elektronendichte Lipidtropfen von geringer Größe in unterschiedlichen Zytoplasmabereichen angeschnitten.

Im Vergleich zur vorherigen Phase läßt sich eine deutliche Zunahme von AER feststellen. Es durchzieht, in Form von breiten Tubuli, längsachsenorientiert größere Bereiche des supranukleären Sertolizellstammes bis in periakrosomale Regionen (Abb. 12a,12b,AER).

Die granuläre Komponente des endoplasmatischen Retikulums wird hauptsächlich basal in engem Kontakt zu Lysosomen beobachtet (Abb. 11,RER).

Weiterhin verlaufen englumige, langgestreckte RER-Tubuli parallel zur Zellachse über lange Strecken vom basalen Teilen der Zelle bis in apikale Ausläufer, oft nahe der lateralen Zellgrenzen (Abb. 11,12a,12b,RER).

Das gesamte Zytoplasma schließt auffallend große Mengen von Polyribosomen ein (Abb. 12a,12b,PR). Auch Mitochondrien sind reichlich in allen Zellteilen zu beobachten. (Abb. 11,12b,M).

Parallele, längsachsenorientierte Mikrotubuli verlaufen zusammen mit zahlreichen Filamenten in den apikalen Sertolizellausläufern, welche die verlängerten Spermatiden umgeben.

Bezüglich der Zellverbindungen zwischen primären Spermatozyten und Sertolizellen ergeben sich keine bedeutenden Abweichungen zu vorhergehenden Phasen. Lediglich eine geringere Anzahl und Ausprägung der Kontakte ist zu bemerken (Abb. 12b).

Auffallende Umbildungen der ektoplasmatischen Spezialisierungen betreffen in dieser Phase lediglich den akrosomalen Pol der Spermatide.

Im Sertolizell-Zytoplasma, welches direkt an diesen Bereich angrenzt, sind zunächst noch große Mengen von AER-Membranen konzentriert.

Ektoplasmatisches AER-Material aus lateralen Bindungsbe-
reichen verläuft zu beiden Seiten der Akrosomenspitze
strangartig entlang der lateralen Zellgrenzen basalwärts
oder findet Anschluß an Bindungsspezialisierungen benach-
barter Spermatiden (Abb. 13,AER).

Im weiteren Entwicklungsverlauf werden die apikalen AER-
Massen unauffälliger und nur noch wenige Membranen sind zu
beobachten. Zu späteren Zeitpunkten erscheinen an ihren
ehemaligen Lokalisationsstellen größere Mengen filamentö-
sen Materials (Abb. 13,F).

Die beidseitig basalwärts ziehenden ER-Stränge sind jedoch
noch zu verfolgen.

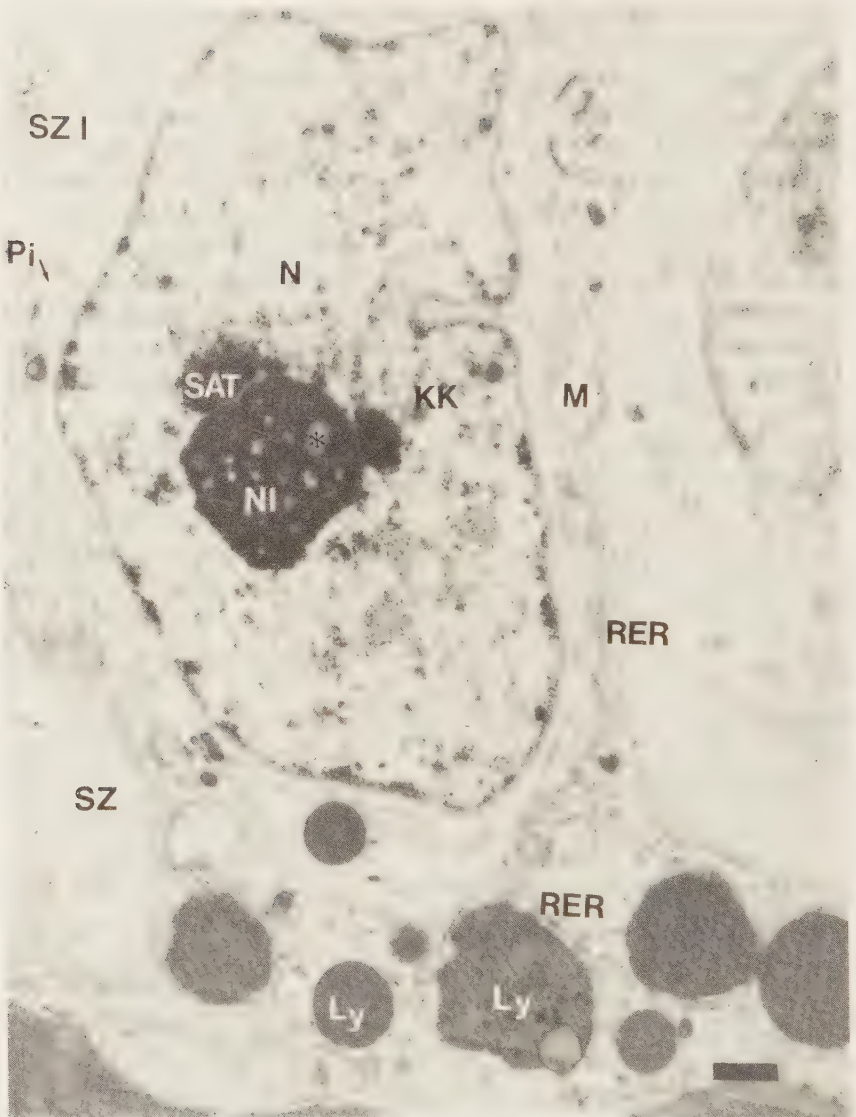


Abb. 11: Übersicht über das basale Zytoplasma der Sertolizelle (SZ) mit Organellen und Zellbindungen. Phase 4.

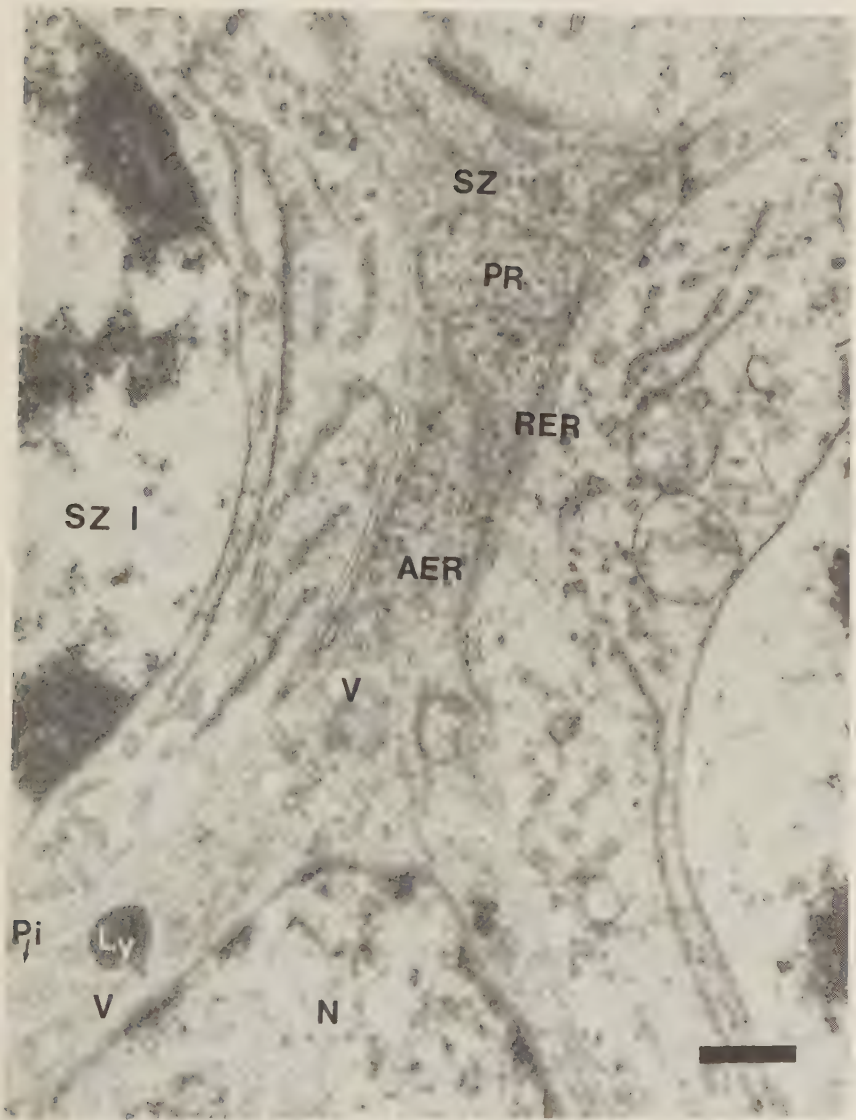


Abb. 12a: Supranukleäres Zytoplasma der Sertolizelle (SZ) mit Organellen und Zellbindungen zu primären Spermatozyten (SZI). Phase 4.

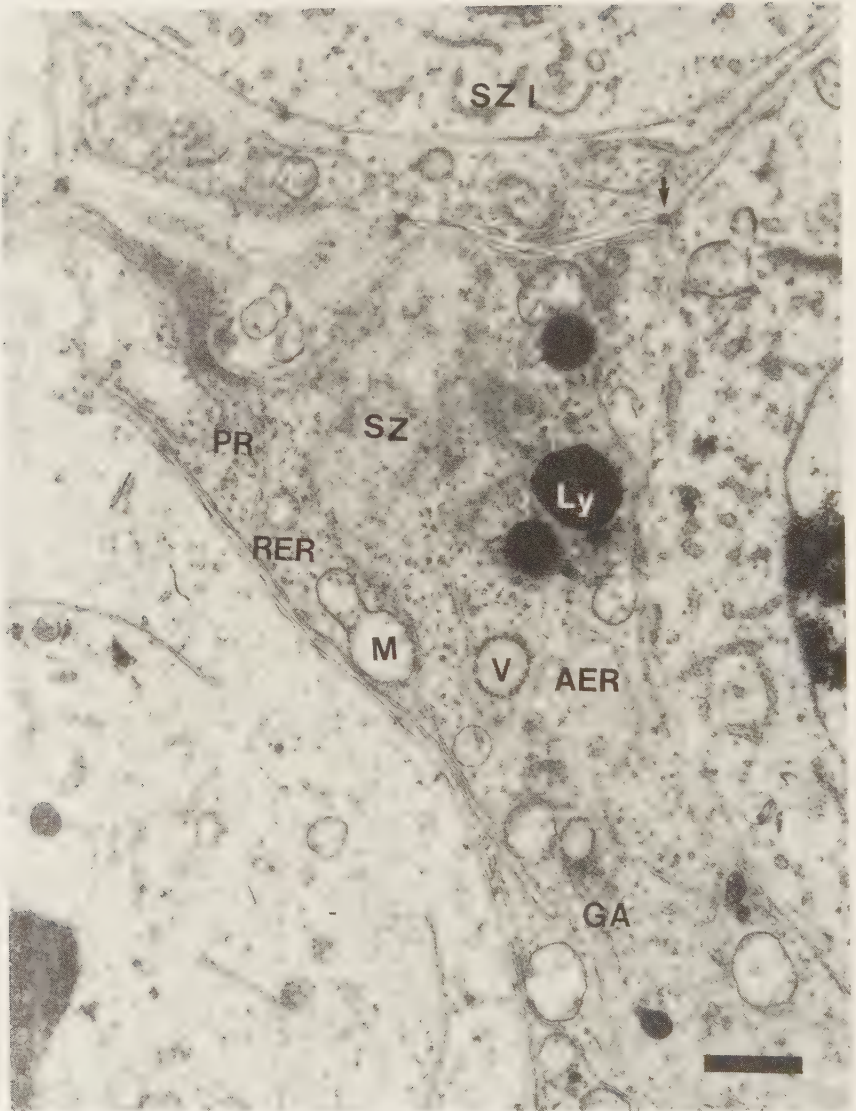


Abb. 12b: Supranukleäres Zytoplasma der Sertolizelle (SZ) mit Organellen und Zellbindungen zu primären Spermatozyten (SZI). Phase 4.



Abb. 13: Akrosomaler Kontaktbereich von Spermatiden am Ende der Akrosomenphase (Spt) zum Zytoplasma der Sertolizelle (SZ). Detailvergrößerung. Phase 4.

PHASE 5

Neben basalen Zytoplasmateilen der Sertolizellen werden Spermatogonien in tiefen Keimepithelschichten beobachtet (Abb. 14, SZ, Spg). Aufeinanderfolgende Lagen primärer Spermatozyten im Zygotän, sowie lumenwärts anschliessende sekundäre Spermatozyten mit zahlreichen Teilungsphasen repräsentieren weiter entwickelte Keimzellstadien.

Der lumenwärts angrenzende Keimepithelbereich bildet eine gut abgrenzbare Schicht, bestehend aus großen Mengen von stark abgedrängtem Spermatiden-Restzytoplasma (Abb. 16, RZ). Zahlreiche penetrierende Prozesse der Sertolizelle strukturieren die Massen im Verlauf der Phase 5 immer bizarrer um (Abb. 16, PP). In ihrem Inneren sind große Mengen penetrierender Hohlräume ausgebildet (Abb. 16, ). Gelegentlich werden noch leere Spermatidenhohlräume im lummennahen Sertoli-Zytoplasma angeschnitten.

Die verlängerten Spermatiden, welche sich im Stadium der frühen Reifephase befinden, liegen radiär - meist zusammengefaßt als Gruppe von 2-4 Stück - in tiefen Krypten aus ektoplasmatisch differenziertem Sertolizell-Zytoplasma (Abb. 15b, ES). Dieses verschmälert sich unterhalb der Spermatiden und gibt dadurch dem Stamm ein "sanduhrartiges" Aussehen, typisch für diese Phase.

(Abb. 15b, SZ, ).

Während die Spermatidengruppen zu Phasenbeginn noch auf höheren Keimepithelbenen anzutreffen sind, werden sie bis zur späten Phase 5 extrem basalwärts verlagert und sind bis auf Höhen oberhalb zygotäner Spermatozyten I zu beobachten. Dies entspricht ihrer tiefsten Lokalisation im Sertolizell-Zytoplasma während des gesamten Keimepithelzyklus.

Der schmale, langgestreckte Sertolizell-Körper läuft zu einer breiten Basis aus (Abb. 14, SZ).

Neben basalen, werden besonders zahlreiche, extrem luminal verlagerte Kerne angeschnitten, oft in engem Kontakt zu der umliegenden akosomalen Region der verlängerten Spermatiden.

Wie schon vorher in Phase 2 beobachtet, verlaufen auffallend große Mengen an AER und RER gemeinsam im Sertolizellstamm parallel zur Längsachse (Abb. 14, ).

Daneben verläuft v.a. die rauhe Komponente - eng benachbart zu lateralen Zellgrenzen - parallel zur Zellachse (Abb. 15b, RER). Im basalen Zytoplasma lagert sie sich konzentrisch um zytoplasmatische Einschlüsse.

Mitochondrien sind in allen Zytoplasmateilen mengenmäßig sehr hoch vertreten, erscheinen jedoch besonders konzentriert im Sertolizellstamm (Abb. 14, M).

Die in dieser Phase besonders auffälligen Mengen an Mikrotubuli sind insbesondere in den "sanduhrartig" verjüngten Stammbezirken der Zelle zu beobachten.

Ebenfalls speziell in diesem Bereich erscheinen mehrere Bündel kristalliner Einschlüsse, bestehend aus dicht gepackten, parallel orientierten Filamenten. Die Achse dieser spindelförmigen Gebilde verläuft annähernd parallel zum Sertolizellstamm (Abb. 15b, ).

Mehrere markante, gro÷vakuoläre Golgi-Einheiten sind in lateralen und supranukleären Zytoplasmaregionen angesiedelt.

Den zisternalen Einheiten benachbart, erscheinen umliegend zahlreiche glatte Vesikel hellen Inhalts, sowie größere, mit Borsten umhüllte Vesikel fibrogranulärer Beschaffenheit. Die Vesikel tauchen ebenfalls zahlreich in den eingesnürten Stammbezirken auf.

Basale Zytoplasmateile schließen auffallend große Massen vorwiegend sekundärer Lysosomen mit großen, membrangebundenen vakuolären Einschlüssen ein (Abb. 14, Ly).

Daneben erscheinen in diesem Bereich vereinzelt Lipoidvakuolen, sowie Gruppen von zahlreichen größenreduzierten und homogen verdichteten, alten Restkörpern in unmittelbarer Nähe der Basalmembran (Abb. 14, LV, RK).

Lumennahe Regionen zeigen Anschnitte degenerierter Keimzellen, welche von der Sertolizelle phagozytiert werden.

Desmosomale Kontakte und Gap junctions zu Sertolizellen sind bei allen Keimzellstadien dieser Phase erkennbar, erscheinen jedoch am ausgeprägtesten bei sekundären Spermatozyten (Abb. 15a, SZII).

Besonders augenfällig erscheinen ausgedehnte, flächenhafte desmosomale Kontakte bei sekundären Spermatozyten an basolateralen Kontaktbereichen mit subplasmalemmal angeschlossenen ektoplasmatischen Spezialisierungen (Abb. 15a, ES).

Der Rückbildungsprozess ektoplasmatischer Spezialisierungen dehnt sich weiter über die akrosomale Kontaktfläche aus. Hierbei ist zu beobachten, daß der Auflösungsprozess schon sehr frühzeitig in kaudalen Kopfregionen beginnt. Die Filamentkondensationen der einzelnen Bindungsbezirke werden schwächer sichtbar und sind weniger ausgedehnt.

Das angeschlossene ER-Membransystem hat sich auf eine einzelne Lage reduziert.

Im Gegensatz zu vorhergehenden Phasen erscheinen die Membranen nicht mehr zusammenhängend. Sie verkürzen sich in zunehmendem Maße. Schließlich erscheinen an ihrer Stelle vermehrt filamentöse Verdichtungen, gelegentlich kombiniert mit einigen rudimentären zisternalen Einheiten in Auflösung.

Größere Mengen an ektoplasmatischem ER-Material von "verwaschenem Erscheinungsbild" ziehen kaudal des Spermatidenpols basalwärts. Erstmals im Verlauf der Spermatogenese werden am Akrosomenpol mehrere tubulobulbäre Invaginationen der Spermatidenmembran im Sertolizell-Zytoplasma sichtbar (Abb. 15b, TBC).

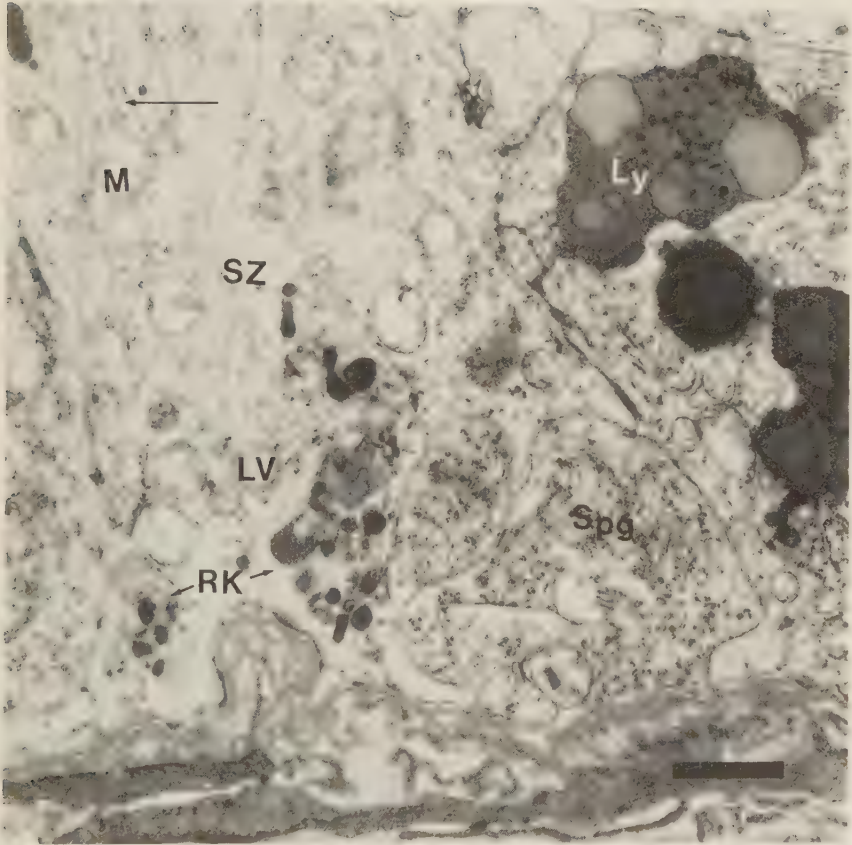


Abb. 14: Basales Zytoplasma der Sertolizelle (SZ) mit zahlreichen Einschlüssen.
ER-Massenbewegung im Sertolizellstamm (←→).
Phase 5.

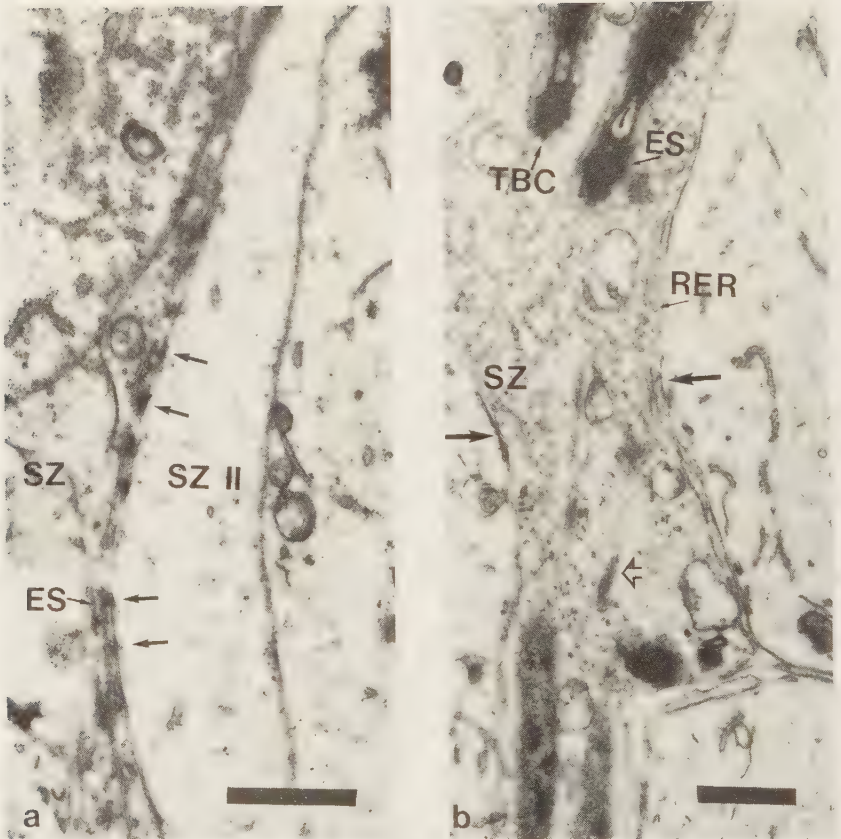


Abb. 15a: Zahlreiche Desmosomen (←) mit subplasmalemmal angeschlossenen ectoplasmatischen Spezialisierungen (ES) am Kontaktbereich einer sekundären Spermatozyte (SZII) zur Sertolizelle (SZ). Phase 5.

Abb. 15b: Stamm der Sertolizelle (SZ) mit Organellen und Zellbindungen. Am oberen Bildrand sind zwei Spermatisden der frühen Reifephase angeschnitten. Phase 5.

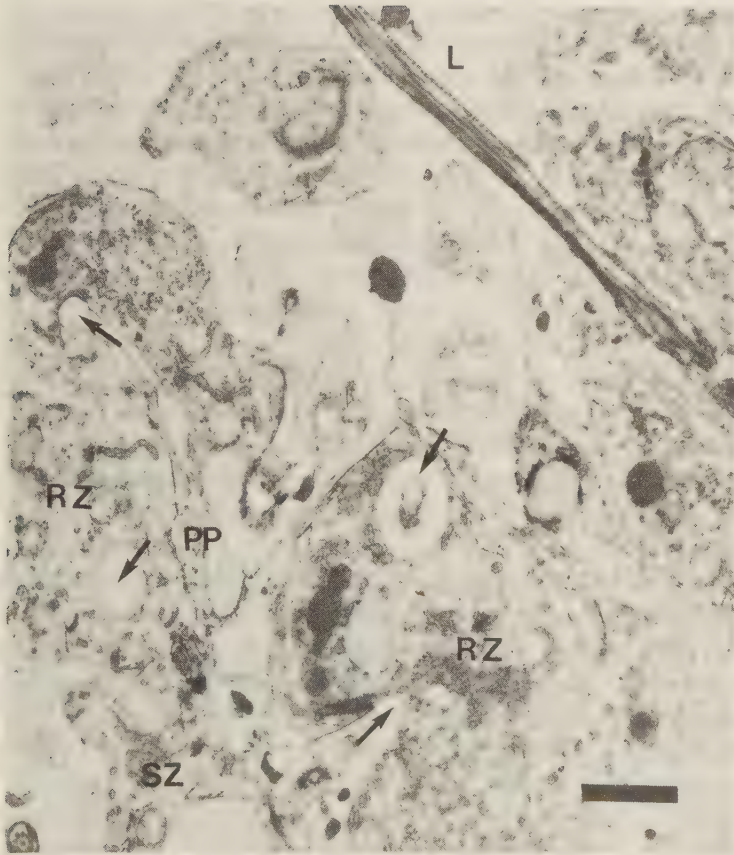


Abb. 16: Apikales Zytoplasma der Sertolizelle (SZ). Das Spermatiden-Restzytoplasma (RZ) wird durch zahlreiche penetrierende Prozesse der Sertolizelle (PP) bizarr umgeformt. Phase 5.

PHASE 6

Die verlängerten Spermatiden der frühen Reifephase haben nun mit ihrer endgültigen Aufwärtsbewegung begonnen und sind auf dem Niveau der runden Spermatiden im Stadium der frühen Golgi-Phase anzutreffen.

Basalwärts schließen sich primäre Spermatozyten im frühen Pachytän und Spermatogonien an.

Den Lumenabschluß bilden feine apikale Sertoliausläufer und auch weiterhin gut abgrenzbare Restzytoplasmamassen, welche erstmals im Vergleich zu vorhergehenden Beobachtungen rundlicher und größenreduzierter erscheinen (Abb. 19b,SZ,RZ). Die Menge der einschnürenden und penetrierenden Sertoli-Prozesse hat sich im Vergleich zur vorhergehenden Phase stark reduziert (Abb. 19b,PP).

Zum Phasenbeginn können luminale Kerne noch kurz unterhalb der akrosomalen Pole angeschnitten werden (Abb. 19a,N).

Zu späteren Zeitpunkten werden sie vorwiegend basal beobachtet - eng benachbart zur tubulären Grenzmembran. (Abb. 17,N).

Das endoplasmatische Retikulum erscheint in dieser Phase nur wenig auffällig.

Es besteht zum überwiegenden Teil aus RER-Profilen, welche vorwiegend im basalen Teil der Zelle gefunden werden, eng benachbart zu Lipid und Lysosomen (Abb. 18b,RER).

Parallel zur Zellachse orientiertes RER verläuft weiterhin dicht zu Zellgrenzen (Abb. 17,RER).

Im Vergleich zur vorhergehenden Phase fällt auf, daß die Menge an Mitochondrien abgenommen hat.

Sie erscheinen - wahllos orientiert - in allen Zellteilen (Abb. 17,M).

Größere Ansammlungen sind jedoch besonders in periakrosomalen Bereichen zu beobachten (Abb. 19a,M).

Im supranukleären Sertolistamm fallen mehrere markante, groß- und kleinvesikulär differenzierte Golgi-Felder auf.

Die Einzelvesikel zeigen unterschiedliche Größendurchmesser und beinhalten vorwiegend elektronenoptisch helles Material (Abb. 17,GA,GV).

Auffallend für diese Phase, verteilen sich große Mengen an Polyribosomen diffus im gesamten Zytoplasma (Abb. 17,PR).

Analog zu vorhergehenden Beobachtungen zeigen besonders apikale Zellregionen markante zytoskelettale Elemente.

Besonders periakrosomale Zytoplasmateile erscheinen filamentreich und zeigen spezielle Ansammlungen dicht gelagerter, längsachsenorientierter Mikrotubuli (Abb. 19a,MT,F).

Das basale Zytoplasma schließt größere Mengen an lysosomalen Einheiten ein (Abb. 18a,18b,LY). Hierbei dominieren kleinere, rundliche primäre Lysosomen, die elektronendichte Granula und Schollen beinhalten.

Zu geringerem Anteil erscheinen größere, pleomorphe sekundäre Lysosomen mit einzelnen, membrangebundenen, hellen, vakuolären Einschlüssen.

Im Vergleich zu vorhergehenden Phasen hat die Menge der sekundären Lysosomen, sowie die Zahl ihrer hellen, vakuolären Einschlüsse deutlich abgenommen. Dagegen ist bei den basal gelegenen, hellen Lipoidvakuolen eine markante mengenmäßige Zunahme zu verzeichnen (Abb. 18a,18b,LV).

Als sehr auffälliges Merkmal unterer Zytoplasmabereiche stellen sich weiterhin riesige Aggregationen dicht gelagerter Membranwindungen in Auflösung dar.

(Abb. 18a,18b, *).

Inmitten der diffus fibrogranulär erscheinenden Haufen verteilen sich zahlreiche kleine, membrangebundene vesikuläre Strukturen. Ihr Innenraum erscheint größtenteils homogen hell, kann jedoch auch feingranuläre Verdichtungen einschließen (Abb. 18a, ←).

Die Oberfläche von Spermatozyten und runden Spermatiden zeigt eine Fülle gutausgebildeter Gap junctions, sowie zahlreiche kleine Desmosomen.

Der Ablösungsprozeß ektoplasmatischer Spezialisierungen von den verlängerten Spermatiden dehnt sich weiter aus,

bis schließlich der gesamte akrosomale Bereich davon erfaßt ist.

Wie schon in den vorhergehenden Phasen beobachtet, treten an ihrer Stelle subplasmalemmal vermehrt filamentöse Aggregationen auf. Rudimentäre, ektoplasmatische ER-Einheiten ziehen auch weiterhin kaudal der Polspitze basalwärts (Abb. 19a,AER).

In ektoplasmatischen Ablösungsbereichen neigen die Interzellularräume meistens zur Erweiterung (Abb. 19a, *).

Tubulobulbäre Komplexe erscheinen als lange, englumige Invaginationen der Spermatidenmembran und dringen "handschuhartig" in das Sertolizell-Zytoplasma ein. Sie sind in dieser Phase nun auch zahlreich in ventralen Kopfregionen der Spermatiden zu beobachten.

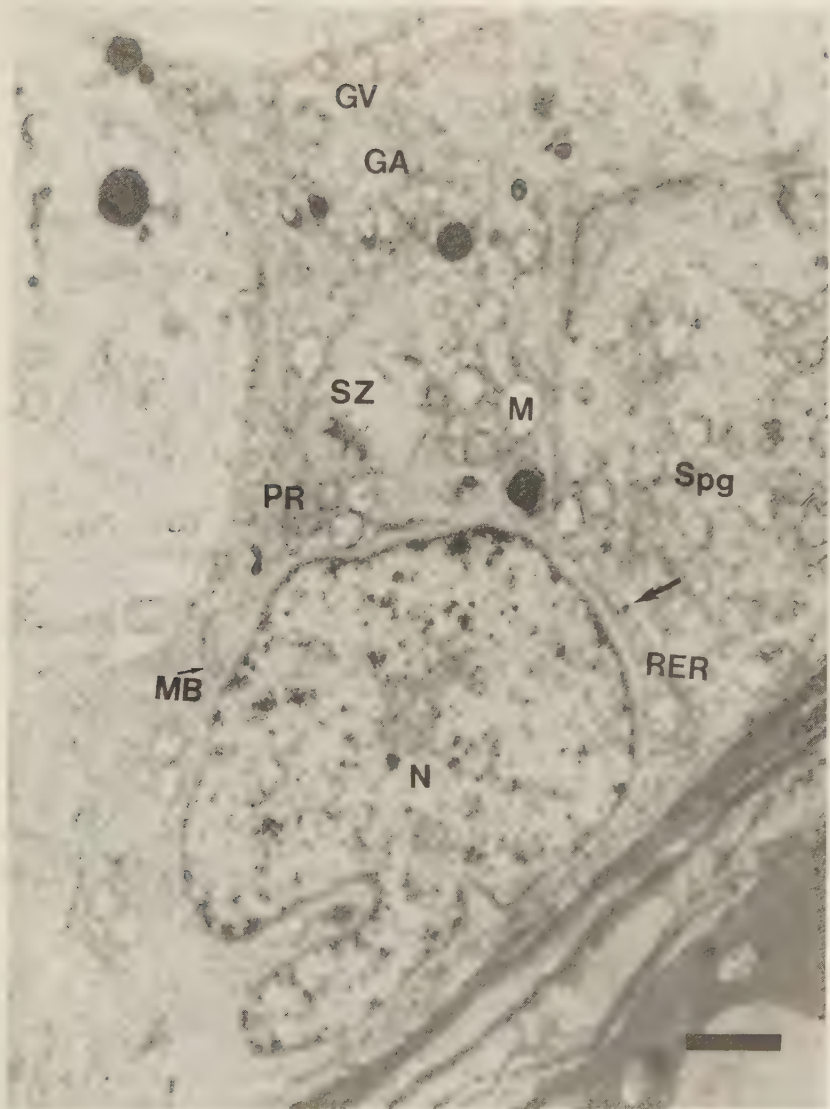


Abb. 17: Übersicht über das basale Zytoplasma der Sertolizelle (SZ) mit Organellen und Zellbindungen. Phase 6.

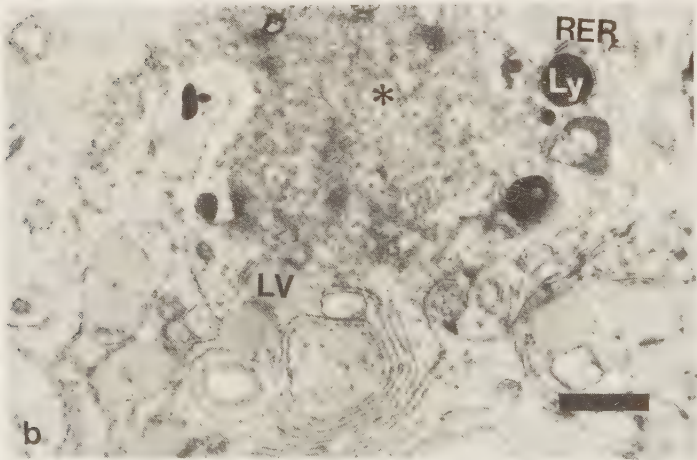
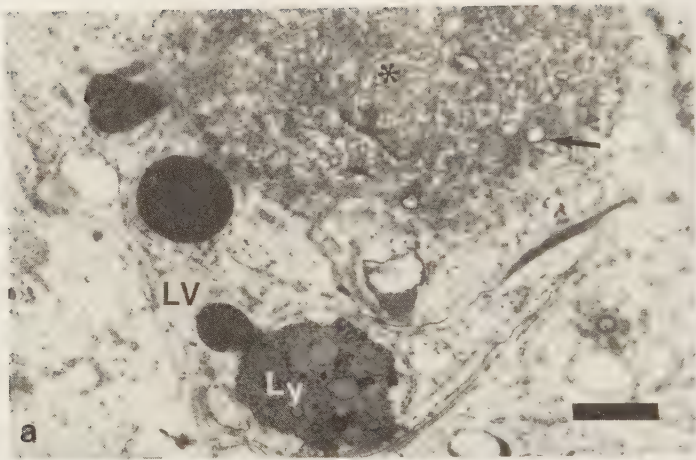


Abb. 18a/b: Basales Zytoplasma der Sertolizelle mit zahlreichen Einschlüssen und riesigen Membranaggregationen in Auflösung (*). Phase 6.

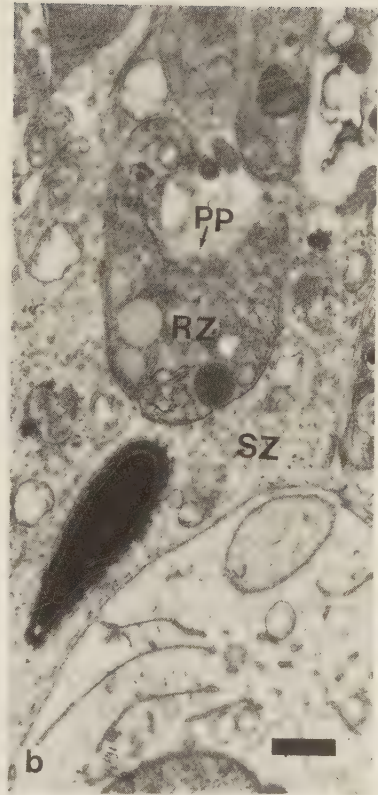
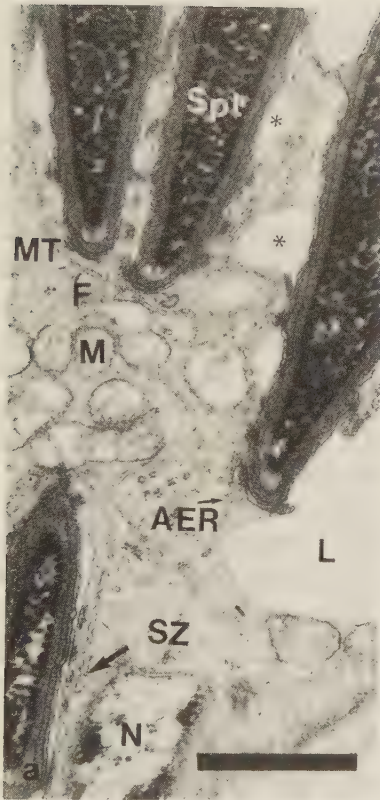


Abb. 19a: Akrosomaler Kontaktbereich von Spermatiden der frühen Reifephase (Spt) zum apikalen Zytoplasma der Sertolizelle (SZ). Phase 6.

Abb. 19b: Apikales Zytoplasma der Sertolizelle (SZ). Das Spermatiden-Restzytoplasma (RZ) erscheint rundlich und Größenreduziert. Die Zahl der penetrierenden Sertoli-Prozesse (PP) hat abgenommen. Phase 6.

PHASE 7

An Spermatogonien entlang der Basalmembran schließen sich primäre Spermatozyten an, welche sich im Stadium des frühen Pachytän befinden. Die nächste Schicht im Keimepithel wird gebildet von runden Spermatiden im Stadium der ausgeprägten Golgi-Phase.

In die Ausläufer der Sertolizellen sind morphologisch weitgehend differenzierte Spermatidenstadien (Höhepunkt der Reifephase) eingelagert, welche sich weiter lumenwärts verlagert haben.

Den Epithelabschluß bilden die anschließenden apikalen Zytoplasmabereiche der Sertolizellen, sowie fortschreitend größenreduzierte Restzytoplasmamassen.

Penetrierende Sertoliprozesse, welche ihr Inneres durchbrechen und ihre Oberfläche einschnüren, sind in dieser Phase zwar noch zu beobachten, jedoch in Rückbildung begriffen.

Der basale Teil der Sertolizelle beinhaltet zusätzlich zu Kernen eine Vielzahl zytoplasmatischer Einschlüsse, welche meist von konzentrischen RER-Profilen umgeben werden (Abb. 20a,RER). Neben vereinzelt auftretenden lamellären Einschußkörpern und lysosomalen Einheiten (Abb. 20a,LE,Ly) stellen Massen von hellen Lipoidvakuolen ein sehr auffälliges Merkmal dieser Phase dar (Abb. 20a,LV), die gruppenweise oder einzeln wahllos über das gesamte basale Zytoplasma verteilt sind. Ansammlungen von alten, größenreduzierten Restkörpern erscheinen direkt oberhalb der Basalmembran (Abb. 20a,RK).

Supranukleäre Stammbezirke zeigen neben einzelnen Ansammlungen von Lipoidvakuolen mehrere Golgi-Einheiten, sowie größere Mengen an Mitochondrien. Das endoplasmatische Retikulum erscheint in dieser Phase nicht auffällig. Vereinzelte, langgestreckte AER- und RER-Profile verlaufen im Stamm parallel zur Zellachse. Apikale Zellausläufer beinhalten eine Fülle an Mikrotubuli und Filamenten.

Im basalen Abschnitt des Keimepithels werden auf Höhe der Blut-Hoden-Barriere im Kontaktbereich benachbarter Sertolizellen zahlreiche längliche tubuläre Membranausstülpungen beobachtet (Abb. 20b,TBC). Die Tubuli zeigen bulbäre Enddilatationen mit peripher angelagerten Filamentverdichtungen (Abb. 20b, ◀). In enger Nachbarschaft werden "coated pits" beobachtet (Abb. 20b,CP). Die Bindungen treten im gesamten Verlauf der tight junction-Komplexe auf (Abb. 20b, ←), sind jedoch besonders konzentriert und zahlreich kurz oberhalb der tubulären Grenzmembran, sowie in Anheftungsbereichen der tight junctions an Spermatiden der späten Golgi-Phase. (Abb. 20b,Spt, ←).

Hinsichtlich der Zellkontakte bei primären Spermatozyten ergeben sich keine bedeutenden Abweichungen zur vorherigen Phase.

An akrosomalen Kontaktbereichen der verlängerten Spermatiden sind auch weiterhin Tubulobulbäre Komplexe erkennbar.

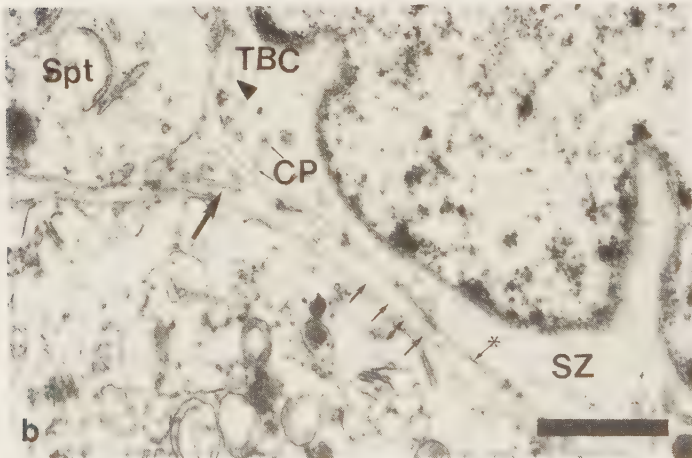
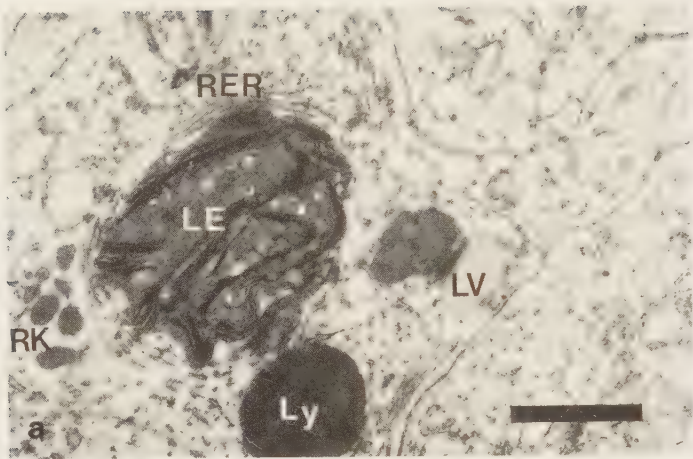


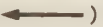
Abb. 20a: Basales Zytoplasma der Sertolizelle mit lamellärem Einschußkörper (LE) und anderen Einschlüssen. Phase 7

Abb. 20b: Tubulobulbäre Komplexe ($\rightarrow$) zwischen Sertolizellen im Verlauf von tight junctions ($\leftarrow*$). Basaler Zellteil. Phase 7.

PHASE 8

An basale Spermatogonien schließen sich Zellagen von primären Spermatozyten im ausgeprägten Pachytän und runden Spermatiden der ausgeprägten Golgi-Phase an. Die verlängerten Spermatiden haben mittlerweile lumennahe Bezirke erreicht und bilden nun - zusammen mit ihren Restzytoplasmamassen und apikalen Ausläufern der Sertolizellen - die oberste Schicht im Keimepithel (Abb. 22,23,SZ,RZ). Das Spermatidenrestzytoplasma erscheint in dieser Phase stark verdichtet, weitgehendst Größenreduziert und rundlich. Penetrierende Sertoliprozesse sind nicht mehr nachweisbar (Abb. 22,23,RZ).

Im Verlauf dieser Phase finden sehr auffällige Formveränderungen der Sertolizelle statt:

Apikale Zytoplasmabereiche kontrahieren sich und bilden einen langgestreckten, schmalen Zytoplasmastiel aus (Abb. 22, ) , der die breite Zellbasis mit einer dilatierten Extremität verbindet, welche die Spermatidenköpfe umschließt (Abb. 22, *). Im weiteren Phasenverlauf ziehen sich die apikalen Sertolizellausläufer basalwärts zurück. Die Sertolizell-Krypten, in welche die verlängerten Spermatiden eingebettet liegen, flachen sich immer weiter ab.

Die Sertolizell-Kerne zeigen ausschließlich basale Lokalisierung auf Höhe der primären Spermatozyten (Abb. 21,N).

Mitochondrien verlaufen in allen Zytoplasmateilen und können bis in apikale Ausläufer nachgewiesen werden (Abb. 22,23,M).

Besonders große Mengen in wahlloser Orientierung sind jedoch in basalen Zellteilen zu beobachten (Abb. 21,M).

Die glatte Komponente des endoplasmatischen Retikulums überwiegt anteilmäßig und verläuft hauptsächlich supranukleär parallel zur Zellachse in Form von dicht gelagerten, gewundenen Membranen.

Geringe Mengen an RER finden sich vorwiegend basal einerseits konzentrisch um zytoplasmatische Einschlüsse und

verlaufen als lumenwärts ziehende Stränge parallel zu Zellgrenzen (Abb. 21, RER).

Auffallend reich an Mikrotubuli und Filamenten erscheinen v.a. der Sertolizellstiel, sowie die apikalen Zytoplasmaausläufer.

Die Art, Menge und Verteilung der basalen Zytoplasmateinschlüsse weicht nur geringfügig von der vorherigen Phase ab. Auch in diesem Stadium stellen zahlreiche helle Lipoidvakuolen ein sehr auffallendes Merkmal basaler Zellteile dar. Alte Restkörper, einzelne primäre und sekundäre Lysosomen (Abb. 21, Ly), zahlreiche Microbodies (Abb. 21, MB), mehrere lamelläre Einschlusskörper, sowie einige elektronendichte Lipidtropfen sind ebenfalls in unteren Zytoplasmaregionen zu erkennen.

Desmosomale Kontakte und Gap junctions sind bei primären Spermatozyten im Pachytän besonders gut entwickelt.

An runden Spermatiden dieser Phase fallen besonders die gut ausgeprägten Filamentkondensationen an Bereichen der späteren Kappenpole auf.

Zu Phasenbeginn weist der gesamte akrosomale Kontaktbereich noch gut ausgebildete tubulobulbäre Komplexbindungen auf.

Im Rahmen der zunehmenden Kryptenabflachung beobachtet man jedoch auch das sukzessive Verschwinden tubulobulbärer Kontakte.

Hierbei breitet sich der Auflösungsprozess von kaudal nach kranial aus und die betroffenen Gebiete zeigen helle, erweiterte Interzellularräume.

Im weiteren Verlauf der Spermiation wird schließlich der Punkt erreicht, an dem nur noch ein kleiner umschriebener Bezirk des Akrosomenpols in Kontakt mit der Sertolizelle tritt.

Einzelne, lange tubuläre Invaginationen sind zu diesem Zeitpunkt hier noch nachweisbar (Abb. 23, TBC).

Spätere Phasenanschnitte zeigen sowohl zahlreiche losgelöste Spermien im Lumen, als auch apikale Sertolizellbereiche mit einer Vielzahl an "leeren" Spermatidenhöhlräumen, welche subplasmalemmal rudimentäre Bindungsspezialisierungen aufweisen.

Zahlreiche phagozytierte Restkörper werden lumennah im Sertolizell-Körper angeschnitten.

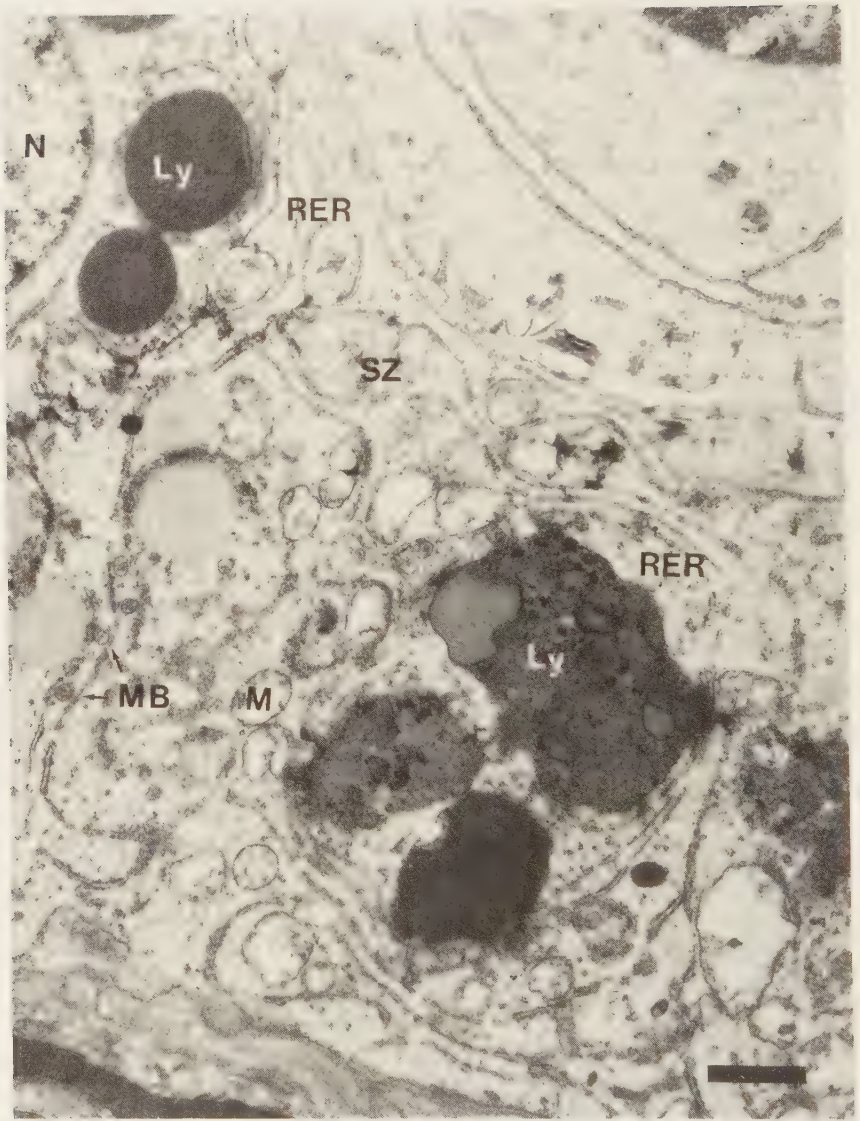


Abb. 21: Basales Zytoplasma der Sertolizelle (SZ) mit Organellen und Zellbindungen. Phase 8.



Abb. 22: Langgestreckter Zytoplasmastiel der Sertolizelle (←). Seine Enddilataion umschließt Spermatiden auf dem Höhepunkt der Reifephase (Spt). Phase 8.

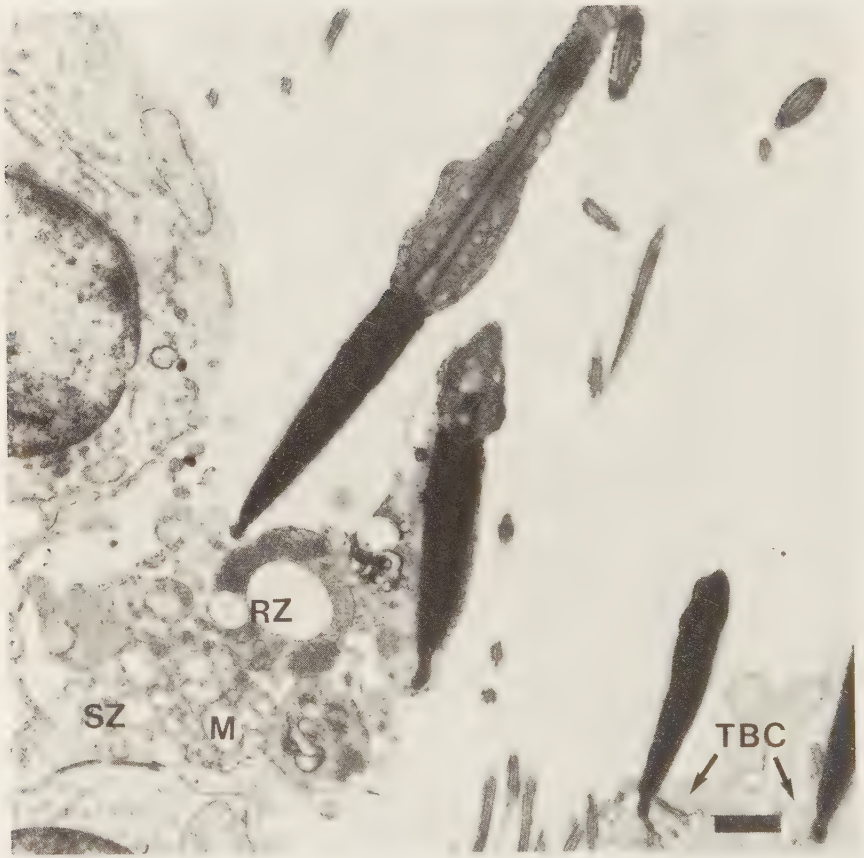


Abb. 23: Tubulobulbäre Komplexe (TBC) zwischen Spermatiden (Spt) und Sertolizellen (SZ) kurz vor der Spermiation. Späte Phase 8.

VERZEICHNIS VERWENDETER ABKÜRZUNGEN

AER	glattes endoplasmatisches Retikulum
BM	Basalmembran
CP	coated pit
Ec	Euchromatin
ES	Ektoplasmatische Spezialisierung
F	Filamente
GA	Golgi-Apparat
GV	Golgi-Vakuole
Hc	Heterochromatin
HD	Hemidesmosom
N	Kern
KK	Kernkörper
LE	Lammellärer Einschluß
LF	Lamina fibrosa
L	Lumen
LI	Lipid
LV	Lipidvakuolen
Ly	Lysosom
M	Mitochondrium
MB	Microbodies
MT	Mikrotubuli
Nl	Nukleolus
PH	Peripheres Heterochromatin
Pi	Pinozytose
PP	Penetrierende Sertoli-Prozesse
PR	Polyribosomen
REr	Rauhes endoplasmatisches Retikulum
RK	Restkörper
RZ	Spermatidenrestzytoplasma
SAT	Satellitenheterochromatin
Spg	Spermatogonie
Spt	Spermatide
SZI	Spermatozyt I
SZII	Spermatozyt II
SZ	Sertolizelle
TBC	Tubulobulbärer Komplex
V	Vesikel

V. DISKUSSION

Vorliegende Untersuchungsergebnisse zur Ultramorphologie der Sertolizelle des Pferdes ergänzen die bislang an anderen Säugern gewonnenen Erkenntnisse.

Der Feinbau der Sertolizelle des Pferdes weist eine Vielzahl an übereinstimmenden strukturellen Merkmalen zu entsprechenden Zellen anderer Säugetiere auf.

Jedoch weist die eingehende Betrachtung der einzelnen Keimepithelstadien beim Pferd auf tierartliche Besonderheiten hin, die Art, Menge und Verteilung bestimmter Zellstrukturen, sowie ihr phasenabhängiges Auftreten innerhalb des Keimepithelzyklus betreffen.

ZELLKERN

Wie in der Literatur für zahlreiche Spezies beschrieben, zeigt auch der Kern des Pferdes meist unregelmäßige, gebogene Formen, erscheint jedoch nicht so extrem lobuliert, wie beispielsweise von DYM (1973) beim Affen beobachtet wurde.

Übereinstimmend zu ZIBRINS (1972) Beobachtungen beim Rind, beinhalten die mäßig tiefen Kernbuchten beim Pferd zahlreiche Filamente und Polyribosomen.

Analogien bestehen desweiteren zu den Beobachtungen von BUSTOS-OBREGON und ESPONDA (1974) beim Mensch, wonach die Kernmembran von einem fein ausgebildeten fibrillären Mantel unterlagert wird.

Eigene Beobachtungen, welche ein relativ homogenes, euchromatinreiches Nukleoplasma erkennen lassen mit nur geringen Heterochromatinanteilen und wenig ausgeprägter Heterochromatinrandbildung, decken sich grundlegend mit entsprechenden Literaturstudien bei zahlreichen Spezies.

Wie von SCHULZE beim Mensch (1984) beobachtet, tauchen auch beim Pferd regelmäßig nukleolusassoziierte Kernkörperchen auf, wobei jedoch eigene Ergebnisse geringere Durchmesser ($0,35 \mu\text{m}$) ergaben.

Analog zur Literatur weisen eigene Befunde insbesondere die basal gelegenen Kerne als hoch aktive Organellen aus.

Hierfür sprechen tiefe Kerneinfaltungen, welche die Oberflächenaktivität erhöhen und Interaktionen mit dem Zytoplasma begünstigen, sowie größere Anteile an aktivem Euchromatin und das Vorkommen von Kernkörperchen.

Als Besonderheit beim Pferd stellt sich die luminale Verlagerung von Kernen innerhalb des Keimepithelzyklus dar. Sie beginnt mit der Phase 2, erreicht noch in der gleichen Phase ihre volle Ausprägung und bleibt bis in die frühe Phase 3 nachweisbar.

Anschließend werden die Kerne basalwärts zurückgezogen, bis ein erneuter Ortswechsel im Verlauf der Phase 5 stattfindet.

Die Kerne sind weiterhin luminal bis zur frühen Phase 6 zu beobachten. Im weiteren Spermatogenese-Verlauf erfolgt basale Stagnation.

Analoge lumennahe Kernlokalisierungen konnten in der Literatur bislang nur bei saisonal östrischen Tieren (Hund: ANDERSEN et al., 1981; Nager: SAR et al., 1975; HODGSON et al., 1979) während der Sexualruheperiode nachgewiesen werden.

Die beim Pferd zu beobachtende Zunahme des Heterochromatinanteils, sowie die Reduzierung der Kernspalten, welche gemeinsam mit der Verlagerung einhergehen, lassen auf einen reduzierten Aktivitätszustand des Kerns schließen.

Das zeitliche Auftreten in Stadien großer Massenbewegungen im Zytoplasma (Phase 2 und 5) läßt die Kernverlagerung als - unter Umständen notwendige - Begleiterscheinung dynamischer Umbauvorgänge im Zytoplasma erscheinen.

Die Nukleolusstruktur zeigt weitgehende Übereinstimmung zu den in der Literatur beschriebenen Verhältnissen.

Wie bei den meisten Spezies erscheint der Nukleolus beim Pferd als markanter, dreigeteilter Körper mit retikulärer Strukturierung und wird von zwei kompakten Satellitenkaryosomen flankiert.

Übereinstimmend bei allen untersuchten Tierarten, so auch beim Hengst, kann eine den Kern vollständig umgebende, perinukleäre, organellenfreie Filamentzone beobachtet werden, wobei jedoch ein abweichender Breitendurchmesser ($0,35 \mu\text{m}$) festgestellt wurde.

ENDOPLASMATISCHES RETIKULUM

Der in der Literatur für zahlreiche Spezies beschriebene Reichtum an endoplasmatischem Retikulum (FAWCETT, 1975; PLOEN/RITZEN, 1984) läßt sich auch beim Pferd in vielen Phasen nachvollziehen.

Hinsichtlich der Verteilung von AER innerhalb der Zelle läßt sich eine bevorzugte Lokalisation und Konzentration im supranukleären Sertolizellstamm in Form von längsorientierten, gewundenen Tubuli feststellen.

Die Beobachtung einer periakrosomalen Konzentrierung von AER zu bestimmten Spermatogenesezeitpunkten, in der Literatur bei einer Vielzahl von Spezies beschrieben (COOKSEY/ROTHWELL, 1973; FAWCETT, 1975; OSMAN/PLOEN, 1978; CHEVALIER, 1978; ANDERSEN et al., 1981; PLOEN/RITZEN, 1985; VOGL/LIN et al., 1983), deckt sich weitgehend mit den eigenen Befunden.

Abweichungen betreffen vorwiegend Ausprägung und Menge der periakrosomal lokalisierten Massen.

So erscheinen diese beim Pferd - im Vergleich zu vielen anderen Spezies - weitaus weniger stark entwickelt und auch weniger zahlreich vorhanden.

Analog zu Beschreibungen aus der Literatur, treten die ER-Massen beim Pferd erstmals in der Spermatogenese auf bei Spermatiden der frühen Akrosomenphase. Dies entspricht der Phase 2 im Keimepithelzyklus.

Ihre maximale Ausprägung wird bei Spermatiden am Ende der Akrosomenphase beobachtet (Phase 4). Rückbildung und Verteilung erfolgt - wie in der Literatur beschrieben - kurz vor dem Beginn der lumenwärtigen Spermatidenwanderung in Phase 5.

Die Bildung bzw. Rückbildung der Massen verläuft zeitlich analog zum Auftreten und Verschwinden ektoplasmatischer Spezialisierungen, ebenfalls in den Phasen 2 und 5 zu beobachten.

Diese zyklischen Ereignisse gehen einher mit einer Verlängerung des Sertolizellstammes. In seinem Inneren verlaufen konzentrierte Massen von AER und RER parallel zur Zellachse.

Diese Beobachtungen können in Verbindung gebracht werden mit einem intrazellulären Transport großer ER-Mengen zwischen Zellbasis und periakrosomalem Anheftungsbereich der verlängerten Spermatiden. Dieser steht in engem funktionellen Zusammenhang mit der Ausbildung ektoplasmatischer Spezialisierungen.

Analoge Beobachtungen einer solchen **zyklischen AER-Massenbewegung** konnten bislang nur beim Erdhörnchen gemacht werden (VOGL/LIN et al., 1983).

Im weiteren Zyklusverlauf, während der Phase 6, sind nur noch geringe ER-Mengen im Zytoplasma zu beobachten.

An ihrer Stelle, speziell in dieser Phase, tauchen jedoch basale, dicht gelagerte Membranaggregationen auf, welche sich in Auflösung befinden, und große morphologische Ähnlichkeit zu ER-Membranen aufweisen.

Lage und allgemeine Morphologie dieser Strukturen, Zeitpunkt ihres Auftretens, sowie das Vorkommen zahlreicher blasenartiger Vakuolen in ihrem Inneren (möglicherweise Reste lysosomaler Strukturen) lassen darauf schließen, daß die in Phase 5 basalwärts gewanderten AER-Massen nun von lytischen Zellprozessen erfaßt werden.

Analog zur Literatur, wird auch beim Pferd die granuläre ER-Komponente in vorwiegend basaler Lokalisation beobachtet.

Es dominieren langgestreckte, gewundene Tubuli, meist in apiko-basaler Ausrichtung verlaufend.

Regelmäßig werden lange, englumige Profile parallel zu lateralen Zellgrenzen gefunden.

Dichtgelagerte, konzentrische ER-Zisternen können in enger Verbindung zu Lipid und Lysosomen nachgewiesen werden. Jedoch tritt beim Pferd - abweichend zu den in der Literatur gemachten Beobachtungen - ausschließlich die granuläre Komponente in derartigen Lokalisationen auf.

Hinsichtlich der Gesamtmenge des endoplasmatischen Retikulums und der Verteilung einzelner Komponenten ergeben sich stadiumabhängige Abweichungen.

Mengenmäßig große Anteile an AER und RER erscheinen v.a. zur Zeit großer Zellsyntheseleistungen (Phase 4) und bewegen sich zyklisch zwischen basalen und luminalen Zellteilen im Rahmen funktioneller Umstrukturierungsvorgänge zwischen Sertolizellen und verlängerten Spermatiden (Phase 2 und 5).

MITOCHONDRIEN

Hinsichtlich ihrer Lokalisation und Orientierung besteht weitgehende Übereinstimmung zur Literatur.

Eigenen Beobachtungen zufolge, erscheinen Mitochondrien beim Pferd ebenfalls in allen Zytoplasmateilen lokalisiert, mit Ausnahme der feinen luminalen Fortsätze.

Basale Regionen beinhalten vorwiegend rundliche Formen in wahlloser Orientierung, während im Hauptstamm und den zytoplasmatischen Ausläufern eine langgestreckte, längsachsenorientierte Gestalt dominiert.

Man beobachtet Mitochondrien vom cristae-Typ mit mäßig dichter Matrix, wobei jedoch keine intramitochondralen Granula nachzuweisen sind, wie sie beim Huhn (COOKSEY/ROTHWELL, 1973) gesehen werden.

Als Besonderheit beim Pferd verlaufen auffallend große Mengen an Mitochondrien im supranukleären Sertolizellstamm, im Zusammenhang mit den zyklischen ER-Massenbewegungen der Phasen 2 und 5.

Eine derartige Verteilung erscheint als adäquates, morphologisches Äquivalent zur Deckung des gesteigerten Energiebedarfes für die Bewegungen speziell in dieser Zellregion.

GOLGI-APPARAT

Übereinstimmend bei allen untersuchten Tierarten, so auch beim Pferd, erscheint der Golgi-Komplex nicht uniform als einzelne Organelle, sondern setzt sich grundsätzlich aus mehreren, isoliert liegenden Elementen zusammen.

Wie beim Schwein (OSMAN/PLOEN, 1978) und Huhn (COOKSEY/ROTHWELL, 1973) beschrieben, tauchen auch beim Pferd einzelne oder mehrere Golgi-Stapel regelmäßig im supranukleären Zytoplasmastamm auf.

Die Stapel bestehen aus mehreren kurzen, parallelen Zisternen, welche gewunden verlaufen und oft großvakuoläre Enddilatationen aufweisen.

Wie beim Mensch zu beobachten (NAGANO, 1966; SCHULZE, 1984), werden auch beim Pferd gelegentlich Zentriolen in der Mitte der Stapel angeschnitten.

Die stadiumsabhängigen Veränderungen der Morphologie des Golgi-Komplexes sind im wesentlichen als Ausdruck der veränderten sekretorischen Zellfunktionszustände im Rahmen der Spermiogenese zu werten.

So zeigt er in vielen Phasen ein auffallend aktives, großvakuoläres Erscheinungsbild.

Große, borstenumhüllte Vesikel, wie sie beim Schwein (OSMAN/PLOEN, 1978) beobachtet werden, sowie zahlreiche abgeschnürte Vesikel deuten auf Konzentration eines Sekretionsproduktes, insbesondere zur Mitte des Zyklus.

LIPID

Intensiv osmiophile, homogene Lipidansammlungen, wie sie bei zahlreichen Spezies beschrieben werden, werden auch beim Pferd im basalen Zytoplasma beobachtet.

Im Gegensatz zu anderen Spezies (u.a. Schwein: OSMAN/PLOEN, 1978; CHEVALIER, 1978; Affe: DYM, 1973) stellen sie jedoch beim Pferd ein eher unauffälliges Merkmal der meisten Phasen des Keimepithelzyklus dar und tauchen meist

nur vereinzelt auf. Im allgemeinen dominieren kleinere, einheitliche Durchmesser.

Eine Ausnahme bildet jedoch die Phase 3, welche als einzige Phase sehr auffallende Mengen elektronendichter Lipidtropfen von größeren Durchmessern ($0,27-1,37 \mu\text{m}$) gespeichert hat.

Vergleichbare Einschlüsse sind jedoch in Phase 4 nur noch geringgradig nachweisbar.

Zusätzlich beobachtet man in Phase 4 zahlreiche morphologische Charakteristika steroidproduzierender Zellen:

- 1.) Große Anteile an aktivem AER,
- 2.) einen markanten großvakuolären Golgi-Apparat vom aktiven Typ mit zahlreichen angeschlossenen Sekretionsgranula im Golgi-Feld,
- 3.) eine Fülle von Polyribosomen,
- 4.) starke mikropinozytotische Aktivität, sowie zahlreiche Sekretionsgranula, die überall im Zytoplasma verteilt sind.

All diese Kriterien können unter Umständen in engem funktionellen Zusammenhang zu LACYs (1962) Beobachtungen gesehen werden, wonach Sertolizellen Lipid von verdauten Restkörpern zur Steroidbiosynthese benützen.

Die spezielle Morphologie dieser Phase spricht für eine Lipidmobilisation, Modifizierung der Lipide zu Steroiden, sowie Verpackung und Umverteilung derselben.

Das zeitliche Auftreten dieser Ereignisse während der Spermatogenese, sowie die zu beobachtende Mikropinozytose, vorwiegend an lateralen Zellgrenzen, in enger Nachbarschaft zu primären Spermatozyten (im Zygotän der meiotischen Prophase), lieferten weitere morphologische Hinweise dafür, daß die produzierten Steroide zu den Spermatozyten transportiert werden, um diese - wie LACY vermutet - mittels lokaler Hormonwirkung zur Vervollständigung der Meiose zu stimulieren.

Übereinstimmend zu den Beobachtungen beim Mensch (SCHULZE, 1984), findet man ebenfalls beim Pferd transparente Lipoidvakuolen.

Bei den an ihrer Oberfläche lokalisierten elektronendichten Granula könnte es sich - analog zu den Beobachtungen von NAGANO (1966) - um Lipofuszin Komplexe handeln.

Die hellen Lipoidvakuolen sind bis zur Zyklusmitte nur vereinzelt nachweisbar.

Ab der Phase 6 treten sie vermehrt auf und stellen in Phase 7 und 8 ein sehr auffälliges Merkmal basaler Zytoplasmateile dar.

Mit Beginn der Phase 1 kommt es wieder zu ihrer langsamen Abnahme. Sekundäre Lysosomen beinhalten oft große, vakuoläre Einschlüsse, die Lipoidvakuolen ähneln. In vielen Fällen wird beobachtet, daß sie über die Zelloberfläche hinausragen.

Ein extremer Reichtum an solchen Lysosomen zeigt sich speziell in Phase 5. Die Menge nimmt jedoch sukzessiv ab bis zur Phase 8, um dann im neuen Zyklus wieder langsam anzusteigen.

Auf Grund dieser Ergebnisse erscheint es denkbar, daß es sich bei den hellen lysosomalen Einschußkörpern um eine modifizierte Speicherform von Steroiden der Phase 4 handeln könnte, welche von Lysosomen in Phase 5 phagozytiert wurden.

Während der nachfolgenden Phasen werden diese Speicherformen von Lysosomen sukzessiv abgegeben und in zunehmendem Maße im basalen Zytoplasma als zahlreiche helle Vakuolen angereichert.

MICROBODIES

Die von SCHULZE (1984) beim Mensch beschriebenen Microbodies als Bestandteil des basalen Zytoplasmas, eng benachbart zum endoplasmatischen Retikulum und zum Lipid, können nach eigenen Beobachtungen auch beim Pferd in gleichen Lokalisationen identifiziert werden.

Sie erscheinen in Form von rundlichen, membrangebundenen Körpern mit feingranulierter Matrix und sind im allgemeinen kleiner als Mitochondrien (einheitliche Durchmesser von 0,25 μ m).

Das Auftreten von Strukturen beim Pferd, welche Ähnlichkeit zeigen zu den von BLACK und BOGART (1973) beschriebenen Microbodies steroidproduzierender Zellen, lassen - im Zusammenhang mit dem Reichtum an Lipid und AER-Membranen - eine Steroidbiosynthese plausibel erscheinen.

PHAGOZYTOTOSE

Die Anwesenheit von Restkörpern und degenerierten Keimzellen im Inneren des Sertolizellzytoplasmas gibt offensichtliche Hinweise auf das Phagozytosevermögen der Zelle.

Ultrastrukturelle Charakteristika einzelner Zyklusstadien im Zusammenhang mit dem zyklischen Verlauf von Transport und Größenreduktion der phagozytierten Restkörper liefern Ansatzpunkte für die aktive Beteiligung der Zelle an Transport und Eliminierung solcher Strukturen. Dies betrifft insbesondere zytoskelettale Elemente für den Transport, sowie zahlreiche Lysosomen in vorwiegend basalen Zellteilen.

Die Restkörper werden nach ihrer Aufnahme in das Zellinnere (Phase 8 und 1) sukzessiv in Richtung Basalmembran transportiert, hierbei immer mehr größenreduziert, kondensiert und letztlich in der Tubulusperipherie abgelagert, eng benachbart zur Basalmembran.

Einzelne, lamelläre Einschlusskörper als Ausdruck des Abbaus von degenerierten Keimzellen erscheinen in unteren Zellregionen.

Nach Beobachtungen von SAPSFORD et al. (1969) handelt es sich bei diesen Einschlüssen um schwer abbaubare Bestandteile degenerierter Keimzellen.

In Übereinstimmung zu den Beobachtungen dieser Autoren, treten die Einschlüsse ebenfalls beim Pferd zu einem späten Zeitpunkt in der Spermatogenese auf (Phase 7 und 8)

und sind noch in der Phase 1 des nächsten Zyklus nachweisbar.

ZYTOSKELETT

Wie für zahlreiche Spezies in der Literatur beschrieben, stellen Mikrofilamente und Mikrotubuli ebenfalls ein auffallendes Merkmal der Sertolizelle des Pferdes dar.

Beide Komponenten sind reichlich im Zytoplasma verteilt. Analog zur Literatur beobachtet man besondere Konzentrationen von Mikrofilamenten auch beim Pferd in organellenfreien, perinukleären Zonen, sowie in Bereichen spezialisierter Zellkontakte.

Besonders filamentreich erscheinen weiterhin lumennahe Sertolizell-Ausläufer.

Mikrotubuli konzentrieren sich besonders im Sertolistamm und verlaufen parallel zur Längsachse bis in apikale Zellfortsätze.

Ihre enge Verbindung zu ektoplasmatischen Spezialisierungen (VOGL/LINCK et al., 1983; RUSSELL/PETERSON, 1985) kann auch beim Pferd nachvollzogen werden.

Eine besonders markante Ausprägung erreichen Sie im Keim-epithelzyklus während Phasen, in denen auffallend große Umstrukturierungsvorgänge der Sertolizelle stattfinden (Phase 2, 5, 8).

Nach VOGL/LINCK et al. (1983) sollen Mikrotubuli die Entwicklung und Translokation der Spermatiden beeinflussen, sowie Lageveränderungen von endoplasmatischem Retikulum ermöglichen.

Die Orientierung und Lokalisation der Mikrotubuli beim Pferd verdeutlicht ihre Mitwirkung an dynamischen Umbildungen der Sertolizellarchitektur zur Ermöglichung funktioneller Lageveränderung von Organellen, sowie die Beteiligung an Konfigurationsänderungen der Sertolizelle während der Spermiation.

In Phase 5 beobachtet man größere Mengen an Filamentbündeln, die große strukturelle Ähnlichkeit zu den Kristall-

einschlüssen zeigen, wie sie beim Mensch (NAGANO, 1966; LÜDERS, 1976; SCHULZE, 1984) und beim Schwein (TOYAMA, 1975; CHEVALIER, 1978) nachgewiesen wurden.

Ihr Auftreten beim Pferd während einer Phase mit extrem gut ausgebildetem Zytoskelett, großen Veränderungen der Zellarchitektur und zahlreichen Organellenbewegungen deutet darauf hin, daß die strukturgebenden Filamente im Rahmen dieser dynamischen Prozesse vermehrt auskristallisieren.

Übereinstimmend zu den Beobachtungen von TOYAMA (1975) können sie somit ebenfalls beim Pferd funktionell als Ergebnis einer Überproduktion von Filamenten gewertet werden.

ZELLBINDUNGEN

Wie bei allen in der Literatur beschriebenen Tierarten, und so auch beim Pferd, können an basalen Kontaktflächen der Sertolizelle mit der Basalmembran zahlreiche Hemidesmosomen beobachtet werden.

TIGHT JUNCTIONS

Beim Pferd werde in allen Zyklusphasen ausgeprägte tight junction-Komplexe im basalen Kompartiment der Sertolizelle beobachtet.

Eigene Untersuchungen ergeben keine grundsätzlich von der Literatur abweichenden Befunde, sodaß davon auszugehen ist, daß die Komplexe auch beim Pferd das morphologische Äquivalent der Blut-Hoden-Barriere mit all ihren Funktionen darstellt (DYM/FAWCETT, 1970; FAWCETT et al., 1970; GILULA et al., 1976; NAGANO/SUZUKI, 1976; MCGINLEY et al., 1977, u.a.).

In Analogie zur Literatur beobachtet man auch beim Pferd im Verlauf der Bindung zahlreiche fokale Verschlüsse benachbarter Sertolizellen mit regelmäßig angeschlossenen ektoplasmatischen Spezialisierungen in subplasmalemmalen Bereichen.

Nach eigenen Beobachtungen zeigt der räumliche Verlauf der Bindung beim Pferd große Ähnlichkeit zu den beim Schwein (DIERICHS/WROBEL, 1975) beschriebenen Verhältnissen.

DESMOSOMEN

- Desmosomen zwischen Sertolizellen

Wie für den Mensch von BAWA (1963) und ALTORFER et al (1974), sowie für den Hund von CONNELL (1974/1978) beschrieben, sind auch beim Pferd desmosomenartige Bindungen zwischen Sertolizellen regelmäßig auf Höhe der tight junction-Komplexe zu beobachten.

Die Bindungen erscheinen - analog zu detaillierten Literaturbeschreibungen - symmetrisch auf beiden Sertolizellseiten in Form von zahlreichen, elektronendichten Filamentbändern unterschiedlicher Ausdehnung.

Als besonders stark ausgeprägt und umfangreich erweisen sich die Filamentverdichtungen in Anheftungsbereichen der tight junction-Komplexe zu Keimzellen, sowie an Stellen, an denen drei oder mehr Sertolizellen basal aneinandergrenzen.

Desmosomen werden in der Literatur funktionell angesprochen als Zonen intensiver Haftwirkung (KAYA/HARRISON, 1976; RUSSELL, 1980), und sollen zur Erhaltung der Integrität des Keimepithels beitragen (RUSSELL/PETERSON, 1985).

In diesem Zusammenhang sprechen die eigenen Befunde dafür, daß es sich, insgesamt gesehen, um Stellen handeln muß, auf welche große Kräfte einwirken, und daß daher an solchen Lokalisationen besonders gut ausgebildete Bindungen mit starker, adhäsiver Funktion nötig erscheinen.

Übereinstimmend zu den Beobachtungen von WONG und RUSSELL (1983) können kleine adhäsive Desmosomen zwischen Sertolizellen auch beim Pferd lumennah zwischen feinen Sertolizellausläufern beobachtet werden.

Die Ansicht, daß es sich hierbei um kurzlebige Strukturen handeln soll (RUSSELL/PETERSON, 1985), kann jedoch nicht

nachvollzogen werden. Eigene Befunde verdeutlichen, daß die Bindungen während des gesamten Keimepithelzyklus bestehen bleiben.

- Desmosomen zwischen Sertolizellen und Keimzellen

Desmosomenartige Bindungen zwischen Sertolizellen und Keimzellen werden nach eigenen Beobachtungen beim Pferd bei allen Keimzellen beobachtet, die sich noch nicht im Entwicklungsstadium der frühen Akrosomenphase befinden. Somit bestehen hierfür keine Abweichungen zu den Ergebnissen der Literatur, wonach es ab der Phase der Spermatidenverlängerung zum Verlust aller Desmosomen kommt.

Die eigenen Beobachtungen einer regelmäßig auftretenden, asymmetrischen Filamentkondensation im Bindungsbereich, welche stärker auf der Sertolizellseite ausgeprägt ist, entsprechen im Detail den Befunden von RUSSELL und PETERSON (1985), RUSSELL (1977a) und KAYA und HARRISON (1976).

Das bevorzugte Auftreten der Bindungskontakte in basolateralen Lokalisationen (RUSSELL, 1980), kann ebenfalls für das Pferd nachvollzogen werden.

Hinsichtlich der Größe der Desmosomen, sowie deren Verteilung auf die einzelnen Keimzellstadien bestehen weitgehende Übereinstimmungen eigener Befunde zu denjenigen von RUSSELL (1980) und RUSSELL und PETERSON (1985).

Auch beim Pferd treten sie nur wenig ausgeprägt und vereinzelt bei Spermatogonien auf und werden zahlreicher und auffallender bei leptotänen, zygotänen und pachytänen Spermatozyten.

Äußerst gute Entwicklung und flächenhafte Ausdehnung prägen die desmosomalen Kontakte von diplotänen und reifen pachytänen Spermatozyten I und sekundärer Spermatozyten.

Abweichend von den Beobachtungen von RUSSELL (1980) sind jedoch beim Pferd relativ auffallende Desmosomen bei runden Spermatiden nachweisbar. Vor allem in der ausgeprägten Golgi- und Kappenphase erscheinen breite Filamentbänder (ohne angeschlossene ektoplasmatische Spezialisierungen) im Bereich des späteren Kappenpols.

GAP JUNCTIONS

Auch beim Pferd können, übereinstimmend zur Literatur, Gap junction-Kontakte zwischen Sertolizellen und Keimzellen nachgewiesen werden.

Sie erscheinen in Form zahlreicher Bezirke, in denen die gegenüberliegenden Membranen der Bindungspartner konvergieren. Sie sind grundsätzlich bei allen Keimzelltypen zu beobachten; öfters in enger Nachbarschaft zu Desmosomen.

Obwohl eine exakte, graduelle Abstufung ihrer Menge und Ausprägung bei den einzelnen Keimzellstadien unmöglich erscheint, ist dennoch ein zahlenmäßig besonders markantes Auftreten im Zusammenhang mit pachytänen Spermatozyten I zu bemerken.

Analog zu den Beobachtungen von RUSSELL (1980), RUSSELL et al. (1983), sowie RUSSELL und PETERSON (1985), können diese Kontakte im Keimepithelzyklus des Pferdes nur bis zum Entwicklungsstadium der runden Spermatiden der Kappenphase nachgewiesen werden.

Mit dem Übergang zur frühen Akrosomalphase kommt es - gemeinsam mit Desmosomen - zum Verschwinden von Gap junctions.

EKTOPLASMATISCHE SPEZIALISIERUNGEN

Der morphologische Grundbau ektoplastischer Spezialisierungen zeigt beim Pferd keine auffallenden Abweichungen von den bisher beschriebenen Verhältnissen.

Auch beim Pferd sind submembranöse Unstrukturierungen der Sertolizelle in Form von Filamentverdichtungen mit weiter zytoplasmawärts angeschlossenen ER-Zisternen an zwei bevorzugten Hauptlagen im Inneren des Keimepithels zu beobachten.

Während aller Phasen des Keimepithelzyklus repräsentieren sie einen festen Bestandteil der Sertoli-occluding-junctions im basalen Kompartiment und sind während einer bestimmten Periode im Zyklus auch an akrosomalen Anheftungsbereichen der Spermatiden zu finden.

Ektoplasmatische Spezialisierungen zwischen Sertolizellen und Keimzellen tauchen beim Pferd erstmals auf bei Spermatischen der frühen Akrosomenphase in der Phase 2 und lösen sich in Phase 5 auf.

In diesem Zusammenhang beobachtet man eine zeitlich koordinierte, zyklische Massenbewegung von AER zwischen basalen Zellteilen und periakrosomalen Anheftungsbereichen. Entsprechende Beobachtungen konnten schon beim Erdhörnchen (VOGL/LIN et al., 1983) gemacht werden.

Übereinstimmend zu den Beobachtungen von RUSSELL (1984), können auch beim Pferd im Bindungsbereich eng gelagerte Plasmamembranen beobachtet werden; der Interzellularraum erscheint jedoch nicht einheitlich eng, sondern ist in Zwischenbindungsbereichen meist etwas erweitert.

Auch beim Pferd erstrecken sich ektoplasmatische Spezialisierungen nicht bis in die Schwanzregion.

Mit zunehmender Kernabflachung und Verlängerung der Spermatischen während der Phase 3 kommt es zur weiteren Differenzierung und Ausdehnung der ektoplasmatischen Anheftungszone. Auffällige AER-Massen sind am akrosomalen Pol zu beobachten, deren Rückbildung jedoch bereits am Ende der Phase 4 beginnt.

Analog zu RUSSELL (1984), ergeben eigene Beobachtungen, daß ein gewisser Anteil ektoplasmatischer ER-Membranen filamentös abgebaut wird.

Das könnte morphologischer Ausgangspunkt sein für eine von RUSSELL et al. (1980) angenommene zyklische Reutilisierung depolymerisierter ektoplasmatischer Filamente.

Weiterhin werden basalwärts abfließende, intakte AER-Komponenten beobachtet, die Anschluß finden an entsprechende Membranteile benachbarter Spermatischen. Ektoplasmatische ER-Komponenten können auch in Phase 5 gegenüber früheren Keimzellstadien (sekundäre Spermatozyten) beobachtet werden.

Dies erscheint morphologisch richtungsweisend für eine zyklische Wiederverwertung eines gewissen Anteils intakter AER-Membranteile, wie sie auch von RUSSELL (1977c) und RUSSELL et al. (1980) befürwortet wird. Ein Großteil der Membranen wird jedoch in Phase 6 wieder abgebaut, erkennbar als große, in Auflösung begriffene Membranaggregationen.

Studien bei einer Vielzahl von Spezies ergaben, daß ekto-plasmatische Spezialisierungen zur Zeit der Spermienloslösung oder kurz vorher verschwinden oder sogar bis nach der Spermiation aufrechterhalten werden.

Eigene Beobachtungen ergeben jedoch - analog zu den Verhältnissen beim Opossum (RUSSELL, 1984) - einen frühen Verlust der Kontakte kurz vor der endgültigen Aufwärtsbewegung der Spermatiden.

In Übereinstimmung mit den Beschreibungen von COOPER und BEDFORD (1976) erscheint der Ablösungsprozess zuerst in kaudalen Kopfregionen in Form erweiterter Interzellularräume.

Im Gegensatz zum Erdhörnchen (VOGL/LIN et al., 1983), können bei anderen Säugetieren, so auch beim Pferd, keine ekto-plasmatischen Spezialisierungen an penetrierenden Prozessen nachgewiesen werden.

Dies deutet somit funktionell nur auf eine einfache mechanische Verankerungsfunktion hin.

Beim Pferd werden sehr gut ausgebildete, zytoskelettale Elemente in periakrosomalen Bereichen nachgewiesen; neben Filamenten zeigen große Mengen längsachsenorientierter Mikrotubuli enge Verbindung zu ekto-plasmatischen ER-Zister-nen.

Diese Beobachtungen sprechen im Sinne der Literatur einerseits für eine statische Konfigurationsaufrechterhaltung mittels Versteifung von Sertolizell-Krypten.

Vom dynamischen Standpunkt aus erscheint es auch beim Pferd denkbar, daß die enge Verbindung zwischen Mikrotubuli und ER als "funktionell total integrierte Einheit" (RUSSELL, 1980) fungiert, welche mittels lokaler Konfigurationsänderung Lage, Anordnung und Bewegung oberflächli-

cher Teile der Sertolizelle den Erfordernissen der Spermio-genese anpassen kann.

TUBULOBULBÄRE KOMPLEXE

- Tubulobulbäre Komplexe zwischen Sertolizellen

Eigene Beobachtungen beim Pferd, nach denen die morphologische Erscheinung der Komplexe zwischen Sertolizellen derjenigen bei verlängerten Spermatiden ähnelt, decken sich weitgehend mit den Ergebnissen von RUSSELL und PETERSON (1985).

Analog zu Beschreibungen der Literatur bilden die Membranen benachbarter Sertolizellen auf Höhe der Blut-Hoden-Barriere enge tubuläre Ausstülpungen, die sich zu bulbösen Endkomponenten mit peripheren Filamentauflagerungen erweitern.

Die Komplexe verlaufen zu beiden Seiten auf der gesamten Länge der tight junction-Bindung, erscheinen jedoch speziell konzentriert nahe der Basalmembran, sowie im Angrenzungsbereich zu Keimzellen.

Die bei der Ratte gemachten Beobachtungen des zyklischen Auf- und Abbaus der Komplexe und des sich daraus ergebenden funktionellen Aspekts des Abbaus von alten Bindungskontakten als Voraussetzung für die Aufwärtsbewegung der Spermatozyten (RUSSELL, 1979c; RUSSELL et al., 1983; RUSSELL/PETERSON, 1985) konnte morphologisch für das Pferd nicht nachvollzogen werden.

Beim Pferd geben jedoch die allgemeine Form der Komplexe im Zusammenhang mit den zu beobachtenden Filamenten am distalen Bulbusende, sowie die bevorzugten Lokalisationsstellen der Bindungen gewisse morphologische Anhaltspunkte für eine Verankerungsfunktion und sprechen für eine Beteiligung der Komplexe bei der luminalen Spermatozytenwanderung.

- Tubulobulbäre Komplexe zwischen Sertoli- und Keimzellen

Sie wurden in der Literatur für eine Vielzahl von Spezies beschrieben. Eigene Beobachtungen erweitern diese für das Pferd.

Im Keimepithelzyklus des Pferdes erscheinen die Komplexe erstmals gegen Ende der Phase 5, zu einem Zeitpunkt, an welchem die verlängerten Spermatiden die tiefste Lage im Gesamtzyklus einnehmen.

Die Bildung der Komplexe geht zeitlich konform mit der Rückbildung ektoplasmatischer Spezialisierungen am Spermatidenkopf. Diese eigenen Beobachtungen stimmen somit überein mit denjenigen von RUSSELL (1980) und RUSSELL und MALONE (1980).

In den nachfolgenden Phasen bewegen sich die Keimzellen sukzessiv aufwärts, um ihre luminale Wanderung zu vollenden. Sie verlieren in zunehmendem Maße die sichere, tiefe Lage im Keimepithel.

Eigene Beobachtungen befürworten somit eine notwendig erscheinende Verankerungsfunktion der Spermatiden durch tubulobulbäre Komplexe, wie sie von zahlreichen Autoren propagiert wird (RUSSELL/CLERMONT, 1976; RUSSELL, 1980; RUSSELL/MALONE, 1980; RUSSELL/PETERSON, 1985).

Einen zusätzlichen Anhaltspunkt gibt die Beobachtung, daß der allgemeine morphologische Feinbau der Komplexe weitgehend den in der Literatur beschriebenen Verhältnissen entspricht.

Wie bei den meisten Spezies beobachtet wird, bleiben die Komplexe auch beim Pferd im weiteren Verlauf der Spermiation bestehen und verschwinden kurz vor dem Freiwerden der Spermien.

Ihre Auflösung soll laut RUSSELL und CLERMONT (1976) wesentlich zum Prozess der Spermiation beitragen.

Als besonders auffällig stellt sich die beachtliche Größenreduktion von Spermatidenrestzytoplasma dar, speziell ab der Phasen 6-8 des Keimepithelzyklus. Dies entspricht genau der Zeit nach dem Erscheinen von tubulobulbären Komplexen und befürwortet ebenfalls beim Pferd die in der Literatur eingehend beschriebene Funktion der Eliminierung von überschüssigem Spermatiden-Zytoplasma.

PENETRIERENDE PROZESSE

Die zahlreichen fingerartigen penetrierenden Sertolizell-Prozesse, welche das Spermatidenrestzytoplasma durchziehen und in der Literatur bei zahlreichen Spezies beschrieben wurden (NICANDER, 1967; SAPSFORD/RAE, 1969; SAPSFORD et al., 1969; RUSSELL, 1980; RUSSELL, 1984; WEBER et al., 1983; VOGL/LIN et al., 1983; RUSSELL/PETERSON, 1985) werden ebenfalls beim Pferd beobachtet.

Nach eigenen Befunden tauchen sie im Spermatogenesezyklus des Pferdes erstmals in Phase 4 auf, erreichen die maximale Ausprägung in Phase 5 und werden daraufhin sukzessiv rückgebildet, bis sie schließlich kurz vor Zyklusende in Phase 8 verschwinden.

Somit bestehen klare Übereinstimmungen zu den Beobachtungen von RUSSELL (1984) bei Opossum, Ratte und Affe. Bei diesen Spezies werden sie ebenfalls bis zum Ende der Spermatidenaufstiegsphase beobachtet.

Entgegen den Ergebnissen von RUSSELL und PETERSON (1985) enthalten penetrierende Prozesse jedoch beim Pferd gut ausgeprägte zytoskelettale Elemente in Form von Mikrotubuli und Filamenten, welche morphologische Hinweise liefern, daß penetrierende Prozesse Struktur und Lage der Spermatiden aufrechterhalten können.

Zur Fragestellung nach möglichen Bindungstypen zwischen Sertolizellen und Spermatiden-Zytoplasma liefern jedoch - übereinstimmend zu den Studien von RUSSELL (1980) und RUSSELL und PETERSON (1985) - eigene Untersuchungsergebnisse beim Pferd ebenfalls keine morphologisch verwertbaren Anzeichen für einen funktionellen Bindungstyp.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

Als Probenmaterial zur Untersuchung der Ultrastruktur der Sertolizelle beim Pferd wurden die Hoden von 8 geschlechtsreifen und klinisch gesunden Hengsten gewonnen. Nach der lichtmikroskopischen Auswertung der histologischen Schnitte wurden ausgewählte Tubulusquerschnitte aller 8 Phasen des Keimepithelzyklus zur elektronenmikroskopischen Befunderhebung verwendet.

Die Sertolizell-Kerne schließen einen oftmals dreigeteilten, retikulären Nukleolus ein und werden in den einzelnen Phasen des Keimepithelzyklus unterschiedlich weit luminal verlagert. Eine organellenfreie Filamentzone umlagert die Kerne vollständig.

Das Zytoplasma enthält einen gut entwickelten Golgi-Apparat, zahlreiche Mitochondrien, reichlich glattes und rauhes ER, sowie membrangebundene Vesikel unterschiedlicher Struktur.

Basale Zellteile beinhalten helle Lipoidvakuolen, elektromendichte Lipidtropfen, zahlreiche Microbodies und eine Fülle von Lysosomen. Restkörper unterschiedlicher Entwicklungsstadien, lytische Membranaggregationen, lamelläre Einschlusskörper und Mikropinozytosevesikel sind Ausdruck ausgeprägter, resorptiver und digestiver Zellprozesse. Neben einem gut entwickelten Zytoskelett werden kristalline Einschlüsse beobachtet.

Die ultrastrukturellen Ergebnisse lassen auf phasenabhängige Variationen der Zellform und Organellen schließen und stellen verschiedene Zellaktivitätszustände heraus.

Neben Motilitätsphasen mit ausgeprägter apiko-basaler Kern- und ER-Verlagerung (Phase 2 und 5), erscheint das zur Zyklusmitte hin differenzierbare, vorwiegend sekretorische Zellzustandsbild (Phase 4) richtungsweisend für eine Steroidhormonproduktion.

Daneben kann zwischen einer auffälligen lytischen Phase (Phase 6) und Speicherphasen (Phase 7-1) unterschieden werden.

Bindungen zwischen Sertolizellen erscheinen in Form von tight junctions, Desmosomen und Tubulobulbären Komplexen. Bei allen Keimzellstadien außer verlängerten Spermatiden können Desmosomen und Gap junctions in Kontaktbereichen zu Sertolizellen beobachtet werden.

In akrosomalen Bindungsbereichen der verlängerten Spermatiden erscheint das Sertolizell-Zytoplasma ektoplasmatisch differenziert (Phase 2-6) oder weist Umstrukturierungen auf in Form von Tubulobulbären Komplexen (Phase 6-8).

Das Spermatiden-Restzytoplasma wird von Sertolizell-Prozessen invaginiert (Phase 4-7).

Die einzelnen Phasen des Keimepithelzyklus des Pferdes werden detailliert beschrieben. Signifikante Abweichungen eigener Ergebnisse im Vergleich zu Sertolizellen anderer Säugetierarten sind nicht feststellbar.

VI. SUMMARY

Electron microscopic examinations of Sertoli cells in the stallion during the cycle of the seminiferous epithelium.

For ultrastructural examinations of the seminiferous epithelium in the horse the testes of eight mature and clinically healthy stallions were used.

After definition of the histological steps by means of light microscopy, specially selected tubulus cross sections of all eight stages of the seminiferous epithelium were used for electron microscopic examination.

The Sertoli cell nuclei contain an often trichotomous reticular nucleolus and are luminally dislocated to different degrees during the different phases of the cycle of seminiferous epithelium. The cell nuclei are completely surrounded by an organelle-free filament zone.

The cytoplasm has a well-developed Golgi apparatus, numerous mitochondria, large amounts of smooth and rough endoplasmic reticulum, and membrane-bound vesicles of differing structures.

Basal cell parts contain light lipoid vacuoles, lipid droplets of high electron density, numerous microbodies, and a wealth of lysosomes. Residual bodies at different stages of development, lytic membrane aggregations, lamellar inclusions and micropinocytosis vesicles show pronounced resorptive and digestive cell processes. In addition to a well-developed cytoskeleton, crystalline inclusions are observed.

The ultrastructural results lead to the conclusion that the cell form and the organelles vary phase-dependently, and emphasize the different states of cell activity.

Apart from phases of mobility characterized by an apico-basal displacement of nucleus and endoplasmic reticulum (phase 2 and 5) the predominantly secretory cell state (phase 4), distinguishable towards the midcycle, appears to be the decisive factor for steroidgenesis. Besides, a differentiation can be made between a noticeable lytic phase (phase 6) and phases of storage (phase 7-1). Connections between Sertoli cells appear in the form of tight junctions, desmosomes and tubulobulbar complexes.

Desmosomes and gap junctions can be observed in areas of contact to Sertoli cells on all germ cell stages except for elongated spermatids.

In acrosomal binding areas of the elongated spermatids, the Sertoli cell cytoplasm appears to be ectoplasmically differentiated (phase 2-6) or shows restructuring in the form of tubulobulbar complexes (phase 6-8).

The residual cytoplasm of spermatids is invaginated by Sertoli cell processes (phase 4-7).

The individual phases of the cycle of seminiferous epithelium in the horse will be described in full detail. Compared with observations of Sertoli cells in other mammals, no significant differences are noticeable.

VIII. LITERATURVERZEICHNIS

- AHLABO, I.
Observations on perioxisomes in the Sustentocytus (Sertoli cells) of the cat.
J. Submicrosc. Cytol. 4, 83-88 (1972)
- ALTORFER, J., T. FUKUDA and C. HEDINGER
Desmosomes in human seminiferous epithelium.
Virchows Arch. B. Cell Pathol. 16, 181-194 (1974)
- ANDERSEN, K., A. SUNDBY and V. HANSSON
Fine structure and FSH-binding of Sertoli cells in the blue fox (*Alopex lagopus*) in different stages of reproductive activity.
Int. J. Androl. 4, 570-581 (1981)
- AOKI A. and D.W. FAWCETT
Is there a local feedback from the seminiferous tubules affecting activity of the Leydig cells?
Biol. Reprod. 19, 144-158 (1978)
- BAWA, S.R.
Fine structure of the Sertoli cell of the human testis.
J. Ultrastruct. Res. 9, 459-474 (1963)
- BENAHMED, M., J. REVENTOS, E. TABONE and J.M. SAEZ
Synergistic effects of Sertoli cells and FSH on Leydig cell function: in vitro study.
Ann. N. Y. Acad. Sci. 438, 684-687 (1984)
- BIELANSKA-OSUCHOWSKA, Z. and P.S. SYSA
Remarks concerning the nucleus of the supporting cells of the seminiferous tubules (Sertoli cells) in bulls.
Acta Med. Pol. 20, 361-362 (1979)
- BIELANSKA-OSUCHOWSKA, Z. and P.S. SYSA
Ultrastructure of the bull seminiferous tubule supporting cells with special consideration of the cell junctions.
Anat. Anz. 10, 370-387 (1981)
- BLACK, V.H. and A.K. CHRISTENSEN
Differentiation of interstitial cells and Sertoli cells in fetal guinea pig testes.
Am. J. Anat. 124, 211-238 (1969)
- BLACK, V.H.
Gonocytes in fetal guinea pig testes: Phagocytosis of degenerating gonocytes by Sertoli cells.
Am. J. Anat. 131, 415-426 (1971)

- BLACK, V.H. and B.J. BOGART
 Peroxisomes in inneradrencortical cells of fetal and adult guinea pigs.
 J. Cell Biol. 57, 345-358 (1973)
- BLANCHARD, M.G. and N. JOSSO
 Source of the anti-Müllerian hormone synthesized by the fetal testis: Müllerian-inhibiting activity of fetal bovine Sertoli cells in tissue culture.
 Pediatr. Res. 8, 968-971 (1974)
- BORLAND, K., M. MITA, C.L. OPPENHEIMER, L.A. BLINDERMAN, J. MASSAGUE, P.F. HALL and M.P. CZECH
 The actions of insulin-like growth factors I and II on the cultured Sertoli cells.
 Endocrinol. 114, 240-246 (1984)
- BRÖKELMANN, J.
 Surface modification of Sertoli cells at various stages of spermatogenesis in the rat. An electron microscopic study.
 Anat. Rec. 139, 211-215 (1961)
- BRÖKELMANN, J.
 Fine structure of germ cells and Sertoli cells during the cycle of seminiferous epithelium in the rat.
 Z. Zellforsch. 59, 820-850 (1963)
- BUCKLAND-NICKS, J. and F.-S. CHIA
 Fine structure of Sertoli cells in three marine snails with a discussion of the functional morphology of the Sertoli cells in general.
 Cell Tiss. Res. 245, 305-313 (1986)
- BURGOS, M.H. and D.W. FAWCETT
 Studies on the fine structure of the mammalian testis. I. Differentiation on the spermatids in the cat.
 J. Biophys. Biochem. Cytol. 1, 287-300 (1955)
- BUSTOS-OBREGON, E. and P. ESPONDA
 Ultrastructure of the nucleus of human Sertoli cells in normal and pathological testes.
 Cell Tiss. Res. 152, 467-576 (1974)
- BYSKOV, A.G.
 Differentiation of mammalian embryonic gonad.
 Physiol. Rev. 66, 71-117 (1986)
- CAMATINI, M., E. FRANCHI, I. DE CURTIS, G. ANELLI, and G. MASERA
 Chemotherapy does not affect the development of inter-Sertoli junctions in childhood leukemia.
 Anat. Rec. 203, 353-363 (1982)

CHEVALIER, M.

Sertoli cell ultrastructure I. A comparative study in immature, pubescent, adult and cryptorchid pigs.
Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 18, 1279-1292 (1978)

CLEGG, E.J. and E.W. MACMILLAN

Uptake of vital dyes and particulate matter by the Sertoli cell of the rat testis.
J. Anat. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 99, 219-229 (1965)

CLERMONT Y. and B. PEREY

The stages of the cycle of the seminiferous epithelium of the rat: Practical definitions in PA-Schiff-hematoxylin-eosin stained sections.
Rev. Can. Biol. 16, 451-642 (1957)

CLERMONT, Y. and C. MORALES

Transformation of Sertoli cell processes invaginating the cytoplasm of elongated spermatids of the rat.
Anat. Rec. 202, 32A-33A (1982)

CONNELL, C.J.

The Sertoli cell of the sexually mature dog.
Anat. Rec. 178, 333 (1974)

CONNELL, C.J.

A freeze-fractured and Lanthanum tracer study of the junction between the Sertoli cells of the dog.
Anat. Rec. 181, 336-337 (1975)

CONNELL, C.J.

The effect of HCG on pinocytosis within the canine inter-Sertoli cell tight junction. A preliminary report.
Am. J. Anat. 148, 149-153 (1977)

CONNELL, C.J.

A freeze-fracture and Lanthanum tracer study of the complex junction between Sertoli cells of the canine testis.
J. Cell Biol. 76, 57-75 (1978)

CONNELL, C.J.

Blood-testis-barrier formation on the initiation of meiosis in the dog.
In: Testicular Development, Structure and Function
Steinberger A. and E. Steinberger (eds.), Raven Press, N.Y., p.p. 71-78 (1980)

COOKSEY, E.J. and B. ROTHWELL

The ultrastructure of the Sertoli cell and its differentiation in the domestic fowl (*Gallus domesticus*).
J. Anat. 114, 329-345 (1973)

- COOPER, G.W. and J.M. BEDFORD
Asymetry of spermiation and sperm surface charge patterns over the giant acrosome in the musk shrew, *suncus murinus*.
J. Cell Biol. 69, 415-428 (1976)
- CURTIS, S.K. and R.P. AMANN
Testicular development and establishment of spermatogenesis in Hollstein bulls.
J. Anim. Sci. 53, 1645-1653 (1981)
- DE BRABANDER, M. and M. BORGERS
The formation of annulated lammellae induced by the disintegration of microtubules.
J. Cell Sci. 19, 331-340 (1975)
- DE JONG, F.H.
Inhibin - fact or artifact?
Mol. Cell Endocrinol. 13, 1-10 (1979)
- DE REVIERS, M., M.T. HOCHEREAU-DE REVIERS, M.R. BLANC, J.P. BRILLARD, M. COUROT and J. PELLETIER
Control of Sertoli and germ cell population in the cock- and sheep testes.
Reprod. Nutr. Dev. 20, 241-249 (1980)
- DEPHILLIP, R.M., M. FELDMANN, W.A. SPRUILL, F.S. FRENCH and A.L.KIERSZENBAUM
The secretion of androgen-binding protein and other proteins by rat Sertoli cells in culture: A structural and electrophoretic study.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 383, 360-371 (1982)
- DEMOULIN, A., L. KOULISCHER, J. HUSTIN, M.T. HAZEE-HAGELSTEIN, R. LAMBOTTE, P. FRANCHIMONT
Organ culture of mammalian testis. III. Inhibin secretion.
Horm. Res. 10, 177-190 (1979)
- DIERICHS, R. and K.H. WROBEL
Membranspezialisierungen bei Sertolizellen des Schweines.
V. Anat. Ges. 69, 845-847 (1975)
- DIETERT, S.E.
Fine structure of the formation and fate of the residual bodies of mouse spermatozoa with evidence for the participation of lysosomes.
J. Morph. 120, 317-346 (1966)
- DONAHOE, P.K., Y. ITO, S. MARFATIA and W.H. HENDREN III
The production of Müllerian inhibiting substance by the fetal, neonatal and adult rat.
Biol. Reprod. 15, 329-334 (1976)

- DONAHOE, P.K., Y. ITO, J.M. PRICE and W.H. HENDREN III
Müllerian inhibiting substance activity in bovine fetal,
newborn and prepuberal testes.
Biol. Reprod. 16, 238-243 (1977)
- DORRINGTON, J.H. and D.T. ARMSTRONG
Follicle-stimulating hormone stimulates estradiol-17 β -
synthesis in cultured Sertoli cells.
Proc. Natl. Acad. Sci. USA 72, 2677-2681 (1975)
- DORRINGTON, J.H., I.B. FRITZ and D.T. ARMSTRONG
Control of testicular estrogen synthesis.
Biol. Reprod. 18, 55-64 (1978)
- DYM, M. and D.W. FAWCETT
The blood-testis barrier in the rat and the physiological
compartmentation of the seminiferous epithelium.
Biol. Reprod. 3, 308-326 (1970)
- DYM, M.
The fine structure of the monkey (Macaca) Sertoli cell and
its role in maintaining the blood-testis barrier.
Anat. Rec. 175, 639-656 (1973)
- DYM, M. and J.C. CAVICCHIA
Further observations on the blood-testis barrier in
monkeys.
Biol. Reprod. 1, 390-403 (1977)
- EBNER, V. VON
Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die
Enwicklung der Spermatozoiden bei den Säugethuren und
Menschen.
Leipzig: Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie
und Histologie im Graz, Vol. 2,: 200-236 (1871)
- EBNER, V. VON
Zur Spermatogenese bei den Säugethieren.
Arch. Mikr. Anat. 31, 236-292 (1888)
- EKSTEDT, E., L. SÖDERQUIST and L. PLOEN
Fine structure of spermatogenesis and Sertoli cells in the
Bull.
Anat. Histol. Embryol. 15, 23-48 (1986)
- ELFTMAN, H.
The Sertoli cell cycle in the mouse.
Anat. Rec., 106, 381-393 (1950)

- ELFTMAN, H.
Sertoli cells and testis structure.
Amer. J. Anat. 113, 25-33 (1963)
- ELKINGTON, J.S.H. and I.B. FRITZ
Regulation of sulfoprotein synthesis by rat Sertoli cells
in culture.
Endocrinol. 107, 970-976 (1980)
- EUSEBI, F., E. ZIPANO, G. FRATAMICO, M. RUSSO and M. STEFANIN
Intercellular communications in rat seminiferous tubules.
Dev. Biol. 100, 249-255 (1983)
- FAWCETT, D.W. and M.H. BURGOS
The fine structure of Sertoli cells in human testis.
Anat. Rec. 124, 401 (1956)
- FAWCETT, D.W. and D.M. PHILLIPS
Observations on the release of spermatozoa and on changes
in the head during passage through the epididymis.
J. Reprod. Fert., Suppl. 6, 405-418 (1969)
- FAWCETT, D.W., L.V. LEAK and P.M. HEIDGER
Electron microscopic observations on the structural
components of the blood-testis barrier.
J. Reprod. Fert., Suppl. 10, 105-122 (1970)
- FAWCETT, D.W.
Interrelation of cell types within the seminiferous
epithelium and their implication for control of
spermatogenesis.
In: The Regulation of Mammalian Reproduction, Segal, S., R.
Grozier, P. Corfman and P. Cordliffe (eds.), C.C. Thomas
Pub., Springfield, III, pp. 91-99 (1970)
- FAWCETT, D.W.
Interactions between Sertoli cells and germ cells.
In: Male Fertility and Sterility. Mancini R.E. and L.
Martini. (eds) Acad. Press, N. Y., pp. 13-36 (1974)
- FAWCETT, D.W.
Ultrastructure and function of the Sertoli cell.
In: Handbook of Physiology, Sec. 7, Endocrinology, Vol. V.,
Hamilton, D.W. and R.O. Greep (eds), Am Physiol. Soc.
Baltimore, MD, pp. 21-55 (1975)
- FEIG, L.A., A.R. BELLVE, E. HORBACH and M. KLAGSBRUN
Sertoli cells contain a mitogenic polypeptide.
Proc. Natl. Acad. Sci. USA 77, 4774-4778 (1980)

FLICKINGER, C. and D.W. FAWCETT

The junctional specializations of Sertoli cells in the seminiferous epithelium.

Anat. Rec. 158, 207-222 (1967)

FLICKINGER, C.J.

The postnatal development of the Sertoli cells of the mouse.

Z. Zellforsch. 78, 92-113 (1967)

FOUQUET, J.P.

La spermiation et la formation des corps residuels chez le hamster: Role des cellules de Sertoli.

J. Microscopie 19, 161-168 (1974)

FRANKE, W.W., C. GRUND and E. SCHMID

Intermediate-sized filaments present in Sertoli cells are of the vimentin type.

Eur. J. Cell Biol. 19, 269-275 (1979)

FRITZ, I.B.

Sites of action of androgen and FSH on cells of the seminiferous tubule.

In: Biochemical actions of hormones, Vol. 5, Litwack, G. (eds.) Acad. Press N. Y., 249-281 (1978)

GARDNER, P.J. and E.A. HOLYOKE

Observations on the fine structure of the seminiferous tubules of the Swiss mouse.

Anat. Rec. 145, 320 (1963)

GARDNER, P.J. and E.A. HOLYOKE

Fine structure of the seminiferous tubule of the Swiss mouse I. The limiting membrane, Sertoli cell, spermatogonia and spermatocytes

Anat. Rec. 150, 391-404 (1964)

GILULA, N.B., D.W. FAWCETT and A. AOKI

The Sertoli cell occluding junctions and gap junctions in the mature and developing mammalian testis.

Dev. Biol. 50, 142-168 (1976)

GONDOS, B., R.H. RENSTON and L.A. CONNER

Ultrastructure of germ cells and Sertoli cells in the postnatal rabbit testis.

Am. J. Anat. 136, 427-439 (1973)

GONDOS, B.

Testicular development.

In: The Testis, Vol. IV., Johnson, A.D. and W.R. Gomes (eds.), Acad. Press, N.Y., p.p. 1-37 (1977)

- GONDOS, B.
Development and Differentiation of the Testis and Male Reproductive Tract.
In: Testicular Development, Structure and Function. Steinberger A. and E. Steinberger (eds), Raven Press, N. Y., p.p. 3-20 (1980)
- GRAVIS, C.J.
A scanning electron microscopic study of the Sertoli cell and spermiation in the Syrian hamster.
Am. J. Anat. 151, 21-38 (1978)
- GRAVIS, C.J.
Interrelationship between Sertoli cells and germ cells in the Syrian hamster.
Z. Mikrosk. Anat. Forsch. 93, 321-324 (1979)
- GRAVIS, C.J.
Inhibition of spermiation in the Syrian hamster using dibutyryl cyclic-AMP.
Cell Tiss. Res. 192, 241-248 (1979)
- HADZISELIMOVIC, F. and H. SEGUCHI
Ultramikroskopische Untersuchungen am Tubulus seminiferus bei Kindern von der Geburt bis zur Pubertät. II. Entwicklung und Morphologie der Sertolizellen.
Verh. Anat. Ges. 68, 149-161 (1974)
- HADZISELIMOVIC, F.
Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Entwicklung des Tubulus seminiferus unmittelbar nach der Geburt bis zum vollendeten ersten Lebensjahr.
Acta Anat. 95, 287-299 (1976)
- HAGENAS, L. and E.M. RITZEN
Impaired Sertoli cell function in experimental cryptorchidism in the rat.
Mol. Cell Endocrinol. 4, 25-34 (1976)
- HANSSON, V., S.C. WEDDINGTON, F.S. FRENCH, W. MCLEAN, A. SMITH, S.N. NAYFEH, E.M. RITZEN and L. HAGENAS
Secretion and role of androgen-binding proteins in testis and epididymis.
J. Reprod. Fertil. ,Suppl. 24, 17-33 (1976)
- HAYASHI, H., H. SHIMA, K. HAYASHI, R.L. TRELSTADT and P.K. DONAHOE
Immunocytochemical localization of Müllerian inhibiting substance in the rough endoplasmic reticulum and Golgi apparatus in Sertoli cells of the neonatal calf testis using a monoclonal antibody
J. Histochem. Cytochem. 32, 649-654 (1984)
- HERNANDEZ-JAUREGUI, P. and H. MARQUEZ MONTER
Fine structure of mule testes: Light and electron microscopy study.
Am. J. Vet. Res. 38, 443-447 (1977)

- HOCHEREAU-DE REVIERS, M.T. and M. COUROT
Sertoli cells and development of seminiferous epithelium.
Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys. 18, 573-583 (1978)
- HOCHEREAU-DE REVIERS, M.T. and G.A. LINCOLN
Seasonal variation in the histology of the testis of the red deer, *Cervus elaphus*.
J. Reprod. Fertil. 54, 209-213 (1978)
- HOCHEREAU-DE REVIERS, M.T., C. PERREAU and G.A. LINCOLN
Photoperiodic variations of somatic and germ cell populations in the Soay ram testis.
J. Reprod. Fertil. 74, 329-334 (1985)
- HODGSON, Y.M., D.C. IRBY, J.B. KERR and D.M. DE KRETZER
Studies of the structure and function of the Sertoli cell in a seasonally breeding rodent.
Biol. Reprod. 21, 1091-1098 (1979)
- HUTSON, J.C. and D.M. STOCCO
Peritubular cell influence of the efficiency of androgen-binding protein secretion by Sertoli cells in culture.
Endocrinol. 108, 1362-1368 (1981)
- JOHNSON, L. and D.L. THOMPSON Jr.
Age-related and seasonal variation of the Sertoli cell population, daily sperm production and serum concentrations of FSH, LH and Testosterone in stallions.
Biol. Reprod. 29, 777-789 (1983)
- JOHNSON, L., R.S. ZANE, C.S. PETTY and W.B. NEAVES
Qualification of the human Sertoli cell population: Its distribution, relation to germ cell numbers and age-related decline.
Biol. Reprod. 31, 785-795 (1984)
- JOHNSON, L.
Further evidence of seasonal variation in number and function of Sertoli cells in adult stallions.
3rd Internat. Congress. of Androl., Boston, Mass. USA, Apr. 1985 J. Androl. 6, Suppl. 74 (1985)
- JOHNSON, L. and H.B. NGUYEN
Annual cycle of the Sertoli cell population in adult stallions.
J. Reprod. Fertil. 76, 311-316 (1986)
- JOSSO, N. and J.Y. PICARD
Anti-Müllerian Hormone.
Physiol. Rev. 66, 1038-1090 (1986)

- JUTTE, N.H.P.M., R. JANSEN, J.A. GROOTEGOED, F.F.G.
ROMMERTS, O.P.F. CLAUSEN and H.J. VAN DER MOLEN
Regulation of survival of rat pachytene spermatocytes by
lactate supply from Sertoli cells.
J. Reprod. Fertil. 65, 431-438 (1982)
- KAYA, M., and R.G. HARRISON
The ultrastructural relationships between Sertoli cells and
spermatogenic cells in the rat.
J. Anat. 121, 279-290 (1976)
- KERR, J.B. and D.M. DE KRETZER
Cyclic variations in Sertoli cell lipid content throughout
the spermatogenic cycle in the rat.
J. Reprod. Fert. 43, 1-8 (1975)
- KERR, J.B., R.A. MAYBERRY and D.C. IRBY
Morphometric studies on lipid inclusions in Sertoli cells
during the spermatogenic cycle in the rat.
Cell Tiss. Res. 236, 699-709 (1984)
- KESSEL, R.G.
Annulate lammellae.
J. Ultrastruct. Res., Suppl. 10, 1-82 (1968)
- LACROIX, M., F.E. SMITH and I.B. FRITZ
Secretion of plasminogen activator by Sertoli cell enriched
cultures.
Mol. Cell Endocrinol. 9, 227-236 (1977)
- LACY, D.
Certain aspects of testis structure and function.
Brit. Med. Bull. 18, 205-208 (1962)
- LACY, D.
The seminiferous tubule in mammals.
ENDEA. 26, 101-109 (1967)
- LAFORTUNE, E., M.R. BLANC, J. PELLETIER, C. PERREAU, M. TERQUI
and M.T. HOCHEREAU-DE REVIERS
Variations in the plasma levels of gonadotropin and
testosterone in Leydig and Sertoli cell populations between
birth and adulthood in Romanov lambs born in spring or
autumn.
Reprod. Nutr. Dev. 24, 937-946 (1984)
- LEBLOND, C.P. and Y. CLERMONT
Definition of the stages of the cycle of the seminiferous
epithelium in the rat.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 55, 548-573 (1952)

LÜDERS, G.

Untersuchungen zur Morphologie und Funktion der Sertoli-Zellen beim Menschen.
Dermatolog. 152, 129-141 (1976)

LUMPKIN, M., A. NEGRO-VILAR, P. FRANCHIMONT and S. MCCANN

Evidence for a hypothalamic site of action of inhibin to suppress FSH release.
Endocrinol. 108, 1101-1104 (1981)

MALONE, J.

On sperm release mechanism and the final separation of the spermatid from its attachments.
Anat. Rec. 196, 118A (1980)

MCGINLEY, D., Z. POSALAKY and M. PORVAZNIK

Intercellular junctional complexes of the rat seminiferous tubules: A freeze-fracture study.
Anat. Rec. 189, 211-232 (1977)

MCGINLEY, D.M., D. POZALAKY, Z. PORVARZNIK and L.D. RUSSELL

Gap junctions between Sertoli and germ cells of rat seminiferous tubules.
Tiss. Cell 11, 741-754 (1979)

MEANS, A.R., J.R. DEDMAN, J.S. TASH, D.J. TINDALL, M. SICKLE VAN and M.J. WELSH

Regulation of the testis Sertoli cell by FSH.
Ann. Rev. Physiol. 42, 59-70 (1980)

MERKOW, L, LEIGHTON, J.

Increased numbers of annulate lamellae in myocardium of chick embryo incubated at abnormal temperatures.
J. Cell Biol. 28, 127-137 (1966)

MEYER, R., Z. POSALAKY and D. MCGINLEY

Intercellular junction development in maturing rat seminiferous tubules.
J. Ultrastruct. Res. 61, 271-283 (1977)

MITA, M., J.M. PRICE and P.F. HALL

Stimulation by follicle-stimulating hormone of synthesis of lactate by Sertoli cells from rat testis.
Endocrinol. 110, 1535-1541 (1982)

MITA, M., K. BORLAND, J.M. PRICE and P.F. HALL

Influence of insulin and insulin-like growth factor I and hexose transport by Sertoli cells.
Endocrinol. 116, 987-993 (1985)

- NAGANO, T.
Spermatogenesis of the domestic fowl studied with electron microscope.
Arch. Hist. Jap. 16, 311-345
- NAGANO, T.
Some observations on the fine structure of the Sertoli cell in the human testis.
Z. Zellforsch. 73, 89-106 (1966)
- NAGANO, T. and F. SUZUKI
The postnatal development of the junctional complexes of the mouse Sertoli cells as revealed by freeze-fracture.
Anat. Rec. 185, 403-418 (1976)
- NAGANO, T. and F. SUZUKI
Cell to cell relationship in the seminiferous epithelium in the mouse embryo.
Cell Tiss. Res. 189, 389-401 (1978)
- NEAVES, W.B.
The blood-testis barrier.
In: The Testis, Vol. IV., Johnson, A.D. and W.R. Gomes (eds.), Acad. Press, N.Y., p.p. 126-162 (1977)
- NICANDER, L.
Some ultrastructural features of mammalian Sertoli cells.
J. Ultrastruct. Res. 8, 190-191 (1963)
- NICANDER, L.
An electron microscopical study of cell contacts in the seminiferous tubules of some mammals.
Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 83, 375-397 (1967)
- OONK, R.B., J.A. GROOTEGOED and H.J. VAN DER MOLEN
Comparison of the effects of insulin and follitropin on glucose metabolism by Sertoli cells from immature rats.
Mol. Cell Endocrinol. 42, 39-48 (1985)
- OSMAN, D.I. and L. PLOEN
The ultrastructure of Sertoli cells in the boar.
Int. J. Androl. 1, 162-179 (1978)
- OSMAN, D.I.
A comparative ultrastructural study on typical and modified Sertoli cells before and after ligation of the efferent ductules in the rabbit.
Anat. His. Em. 8, 114-123 (1979)

- OSMAN, D.I., H. ECKWALL and L. PLOEN
Specialized cell contacts and the blood-testis barrier in the seminiferous tubules of the domestic fowl (*Gallus domesticus*).
Int. J. Androl. 3, 553-562 (1980)
- OSMAN, D.I.
Morphological signs of merocrine secretion in the modified Sertoli cells of the domestic fowl (*Gallus domesticus*).
J. Reprod. Fertil. 61, 75-78 (1981)
- PELLETIER, R.-M.
Cyclic Formation and Decay of the Blood-Testis-Barrier in the Mink (*Mustela vison*), a seasonal breeder.
Am. J. Anat. 175, 91-117 (1986)
- PICON, R.
Modifications, chez le rat, au cours du developpment du testicule, de son action inhibitrice sur les canaux de Müller in vitro.
C. R. Seances Acad. Sci. Ser. III Sci. Vie 271, 2370-2372 (1970)
- PLOEN, L. and E.M. RITZEN
Fine structural features of Sertoli cells.
In: Ultrastructure of Reproduction, VanBlerkom, J. and P.M. Motta (eds.), Martius Nijhoff Publishers, Boston, p.p. 67-74 (1984)
- PRICE, J.M.
The secretion of Müllerian inhibiting substance by cultured isolated Sertoli cells of the neonatal calf.
Am. J. Anat. 156, 147-158 (1979)
- REDDY, J.K. and D.J. SWOBODA
Lysosomal activity in Sertoli cells of normal and degenerating seminiferous epithelium of rat testis. An ultrastructural and biochemical study.
Am. J. Pathol. 51, 1-17 (1967)
- RITZEN, E.M., V. HANNSSON and F.S. FRENCH
The Sertoli cells.
In: The Testis, Burger, H. and de Kretser (eds.), Raven Press, N.Y., p.p. 171-194 (1981)
- ROLSHOVEN, E.
Die funktionelle Polymorphie des Sertoli-Syncytiums und ihr Zusammenhang mit der Spermatogenese.
Z. Zellforsch. 31, 156-164 (1940)
- ROLSHOVEN, E.
Spermatogenese und Sertoli-Syncytium.
Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat. 33, 439-460 (1945)

- ROMMERTS, F.F.G., B.H.G. KRÜGER-SEWNARAIN, A. VAN WOERKOM-BLIK,
J.A. GROOTEGOED and H.J. VAN DER MOLEN
Secretion of proteins by Sertoli cell enriched cultures -
effects of FSH, dibutyryl cAMP and testosterone and
correlation with secretion of estradiol and ABP.
Mol. Cell Endocrinol. 10, 39-55 (1978)
- ROMRELL, L.J. and M.H. ROSS
Characterization of Sertoli cell-germ cell junction
specialisations in dissociated testicular cells.
Anat. Rec. 193, 23-42 (1979)
- ROOSEN-RUNGE, E.C.
The process of spermatogenesis in mammals.
Biol. Rev. 37, 343-377 (1962)
- ROSS, M.H.
The Sertoli cell and the Blood-testicular barrier: An
electron microscopic study.
Forsch. Androl. 1, 83-86 (1970)
- ROSS, M. H.
The Sertoli cell junctional specialization during
spermiogenesis and at spermiation.
Anat. Rec. 186, 79-104 (1976)
- RUSSELL, L. and Y. CLERMONT
Anchoring device between Sertoli cells and late spermatids
in rat seminiferous tubules.
Anat. Rec. 185, 259-278 (1976)
- RUSSELL, L.D.
Desmosome-like junction between Sertoli cells and germ
cells in the rat testis.
Am. J. Anat. 148, 301-312 (1977a)
- RUSSELL, L.D.
Movement of spermatocytes from the basal to the adluminal
compartment of the rat testis.
Am.J. Anat. 148, 313-328 (1977b)
- RUSSELL, L.D.
Observations on rat Sertoli ectoplasmic ('junctional')
specializations in their association with germ cells of the
rat testis.
Tiss. Cell 9, 475-498 (1977c)
- RUSSELL, L.D.
Testosterone induced deformities in rat spermiogenesis:
Failure of tubulobulbar complexes to form in late
spermatides.
Anat. Rec. 190, 527 (1978a)

RUSSELL, L.D.

The blood-testis barrier and its formation relative to spermatocyte maturation in the adult rat: A lanthanum tracer study.

Anat. Rec. 190, 99-112 (1978b)

RUSSELL, L.D.

Spermatid-Sertoli tubulobulbar complexes as devices for elimination of cytoplasm from the head region of late spermatids of the rat.

Anat. Rec. 194, 233-246 (1979a)

RUSSELL, L.D.

Further observations on tubulobular complexes formed by late spermatids and Sertoli cells in the rat testis.

Anat. Rec. 194, 213-232 (1979b)

RUSSELL, L.D.

Observation on the interrelationships of Sertoli cells at the level of the blood-testis barrier: evidence for formation and resorption of Sertoli-Sertoli tubulobulbar complexes during the spermatogenic cycle of the rat.

Am. J. Anat. 155, 259-280 (1979c)

RUSSELL, L.D.

Sertoli-germ cell interrelations: A Review.

Gamete Res. 3, 179-202 (1980)

RUSSELL, L.D. and J.P. MALONE

A study of Sertoli-spermatid tubulobulbar complexes in selected mammals.

Tiss. Cell 12, 263-285 (1980)

RUSSELL, L.D., P. MYERS, J. OSTENBURG and J. MALONE

Sertoli ectoplasmic specializations during spermatogenesis.

In: Testicular Development, Structure and Function. Steinberger, A. and E. Steinberger (eds.) Raven Press, N.Y., p.p. 55-63 (1980)

RUSSELL, L.D., M. TALLON-DORAN, J.E. WEBER, V. WONG and R.N. PETERSON

Three-dimensional reconstruction of a rat stage V Sertoli cell: III. A study of specific cellular relationships.

Am. J. Anat. 167, 181-192 (1983)

RUSSELL, L.D. and R.N. PETERSON

Determination of the eongate spermatid-Sertoli cell ratio in various mammals.

J. Reprod. Fertil. 70, 635-641 (1984)

RUSSELL, L.D.

Spermiation - the sperm release process: Ultrastructural observations and unresolved problems.

In: Ultrastructure of Reproduction. Van Blerkom, J. and P.M. Motta (eds.) Martinus Nijhoff Publishers, Boston p.p. 46-66 (1984)

- RUSSELL, L.D. and R.N. PETERSON
Sertoli cell junctions: Morphological and functional correlates.
Int. Rev. Cytol. 94, 177-211 (1985)
- SAEZ, J.M., M. BENAHMED, J. REVENTOS, M.C. BOMMELAER, C. MONBRIAL and F. HAOUR
Hormonal regulation of pig Leydig cells in culture.
J. Steroid Biochem. 19, 375-384 (1983)
- SAPSFORD, C.S.
The development of the Sertoli cell. Proceedings of the Society for Endocrinology.
J. Endocrinol., 15, 55-56 (1957)
- SAPSFORD, C.S., C.A. RAE and K.W. CLELAND
The fate of residual bodies and degenerating germ cells and the lipid cycle in Sertoli cells in the bandicoot (Perameles nasuta).
Austr. J. Zool. 17, 729-753 (1969)
- SAPSFORD, C.S. and C.A. RAE
Ultrastructural studies on Sertoli cells and spermatids in the bandicoot and ram during the movement of mature spermatids into the lumen of the seminiferous tubule.
Austr. J. Zool. 17, 415-445 (1969)
- SAPSFORD, C.S., C.A. RAE and K.W. CLELAND
Ultrastructural studies on maturing spermatids and on Sertoli cells in the bandicoot. Perameles nasuta Geoffroy (Marsupialia).
Austr. J. Zool. 17, 195-292 (1969)
- SAR M., W.E. STUMPF, W.S. MCLEAN, A.A. SMITH, V.A. HANSSON and S.N. NAYFEH
Localization of androgen target cells in the rat testes. Autoradiographic studies.
In: Hormonal Regulation of Spermatogenesis, French, F.S., V. Hansson, E.M. Ritzen and S.N. Nayfeh (eds.), Plenum Press, N.Y., p.p.311-319 (1975)
- SCHMIDT, F.C.
Licht- und Elektronenmikroskopische Untersuchungen am menschlichen Hoden und Nebenhoden.
Z. Zellforsch. 63, 707-727 (1964)
- SCHULZE, C.
On the morphology of the human Sertoli cell.
Cell Tiss. Res. 153, 339-355 (1974)
- SCHULZE, C.
Sertoli cells and Leydig cells in man.
Adv. Anat. Embryol. Cell Biol. 88, 1-104 (1984)

- SERTOLI, E.
De l'esistenza di particolari cellule ramificate nei
canalicoli seminiferi dell'testicolo umano.
Morgagni 7, 31-40 (1865)
- SETCHELL, B.P.
Testicular blood supply, lymphatic drainage and secretion
of fluid.
In: The Testis. Vol. I, Johnson, A.D., W.R. Gomes and N.L.
VanDemark, (eds.), Acad. Press, N.Y., p.p. 101-240 (1970)
- SETCHELL, B.P.
The secretion of fluid by the testes of rats, rams and
goats with some observations on the effect of age,
cryptorchidism and hypophysectomy.
J. Reprod. Fertil. 23, 79-85 (1970)
- SETCHELL, B.P., R.V. DAVIES and S.N. MAIN
Inhibin.
In: The Testis. Vol. IV, Johnson, A.D. and W.R. Gomes,
(eds.), Acad. Press, N.Y., p.p. 190-238 (1977)
- SETCHELL, B.P.
The functional significance of the blood-testis barrier.
J. Androl. 1, 3-10 (1980)
- SHARPE, R.M., H.M. FRASER, I. COOPER, I. and F.F.G. ROMMERTS
Sertoli-Leydig cell communication via a LHRH-like factor.
Nature 290, 785-787 (1981)
- SINOWATZ, F. and K.H. WROBEL
Development of the bovine acrosome. An ultrastructural and
cytochemical study.
Cell Tiss. Res. 219, 511-524 (1981)
- SINOWATZ, F. and W. AMSELGRUBER
Postnatal development of bovine Sertoli cells.
Anat. Embryol. 174, 413-423 (1986)
- SKINNER, M.K. and M.D. GRISWOLD
Sertoli cells synthesize and secrete transferrin-like
protein.
J. Biol. Chem. 255, 9523-9525 (1980)
- SKINNER, M.K. and I.B. FRITZ
Testicular peritubular cells secrete a protein under
androgen control, that modulates Sertoli cell functions.
Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82, 114-118 (1985)

- SMITH, B.V.K. and D. LACY
Residual bodies of the seminiferous tubules of the rat.
Nature, 4682, 249-251 (1959)
- SPRANDO, R.L. and L.D. RUSSELL
Comparative Study of Cytoplasmatic Elimination in
Spermatids of Selected Mammalian Species.
Am. J. Anat. 178, 72-80 (1987)
- STEINBERGER, A. and E. STEINBERGER
Replication pattern of Sertoli cells in maturing rat testis
in vivo and in organ culture.
Biol. Reprod. 4, 84-87 (1971)
- STEINBERGER, A. and E. STEINBERGER
Secretion of an FSH-inhibiting factor by cultured Sertoli
cells.
Endocrinol. 98, 918-921 (1976)
- STEINBERGER, A. and E. STEINBERGER
The Sertoli cells.
In: The Testis, Vol. IV, Johnson, A.D. and W.R. Gomes
(eds.), Acad. Press, N.Y., p.p. 371-399 (1977)
- SUN, C.N. and H.J. WHITE
Annulate lamellae in human tumor cells.
Tiss. Cell 11, 139-146 (1979)
- TINDALL, D.J., D.R. ROWLEY, L. MURTHY, L.I. LIPSHULTZ and
CH.H.CHANG
Structure and Biochemistry of the Sertoli Cell.
Int. Rev. Cytol. 94, 127-149 (1985)
- TOYAMA, Y.
Ultrastructural study of crystalloids in Sertoli cells of
the normal intersex and experimental cryptorchid swine.
Cell Tiss. Res. 158, 205-213 (1975)
- TOYAMA, Y.
Actin-like filaments in the Sertoli cell junctional
specializations in the swine and mouse testis.
Anat. Rec. 186, 477-491 (1976)
- TOYAMA, Y., T. OBINATA and H. HOLTZER
Crystalloids of actin-like filaments in the Sertoli cell of
the swine testis.
Anat. Rec. 195, 47-62 (1979)

- TRAN, D., N. MEUSY-DESOLLE and N. JOSSO
Anti-Müllerian hormone is a functional marker of fetal Sertoli cells.
Nature 269, 411-412 (1977)
- TRAN, D., N. MEUSY-DESSOLLE and N. JOSSO
Waning of anti-Müllerian activity: An early sign of Sertoli cell maturation in the developing pig.
Biol. Reprod. 24, 923-932 (1981)
- TRAN, D. and N. JOSSO
Localization of anti-Müllerian hormone in the rough endoplasmic reticulum of the developing bovine Sertoli cell using immunocytochemistry with a monoclonal antibody.
Endocrinol. 111, 1562-1567 (1982)
- TUNG, P.S. and I.B. FRITZ
Interactions of Sertoli cells with myoid cells in vitro.
Biol. Reprod. 23, 207-217 (1980)
- UPADHYAY, S., J.M. LUCIANI and L. ZAMBONI
The role of the mesonephros in the development of the mouse testis and its excurrent pathways.
In: Development and Function of Reproductive Organs, Byskov, A.G. and H.Peters (eds.), Excerpta Med., Amsterdam, p.p. 18-27 (1981)
- VAN BEURDEN, W.M.O., B. ROODNAT and H.J. VAN DER MOLEN
Effects of oestrogens and FSH on LH stimulation of steroid production by testis Leydig cells from immature rats.
Int. Androl., Suppl. 2, 374-383 (1978)
- VAN DER MOLEN, H.J., W.M.O. VAN BEURDEN, M.A. BLANKENSTEIN, W. DE BOER, B.A. COOKE, J.A. GROOTEGOED, F.H.E. JANSZEN, F.H. DE JONG, E. MULDER and F.F.G. ROMMERTS
The Testis: Biochemical actions of tropic hormones and steroids on steroid production and spermatogenesis.
J. Steroid Biochem. 11, 13-18 (1979)
- VIGIER, B., D. TRAN, F. DU MESNIL DU BUISSON, Y. HEYMNAN and N. JOSSO
Use of monoclonal antibody techniques to study the ontogeny of bovine anti-Müllerian hormone.
J. Reprod. Fertil. 69, 207-214 (1983)
- VILAR, O., M.J. PEREZ DEL CERRO and R.E. MANCINI
The Sertoli cell as a bridge cell between the basal membrane and the germinal cells.
Exp. Cell Res. 27, 158-161 (1962)
- VITALE-CALPE, R., D.W. FAWCETT and M. DYM
The normal development of the blood-testis barrier and the effects of clomiphene and estrogen treatment.
Anat. Rec. 176, 333-344 (1973)

VITALE-CALPE, R.

The development of the blood-testis-barrier in Sertoli cell only rats.

Anat. Rec. 181, 501 (1975)

VOGL, A.W., R.W. LINCK and M. DYM

Colchicine-induced changes in the cytoskeleton of the Golden-Mantled Ground Squirrel Sertoli cells.

Am. J. Anat. 168, 99-108 (1983)

VOGL, A.W., Y.C. LIN, M. DYM and D.W. FAWCETT

Sertoli cells of the Golden-Mantled Ground Squirrel (*Spermophilus Lateralis*): A Modelsystem for the study of shape change.

Am. J. Anat. 168, 83-98 (1983)

VOGL, A.W. and L.J. SOUCY

Arrangement and possible function of actin filament bundles in ectoplasmic specializations of Ground Squirrel Sertoli cells.

J. Cell Biol. 100, 814-825 (1985)

WAITES, G.M.H., A.C. SPEIGHT and N. JENKINS

The functional maturation of the Sertoli cell and Leydig cell in the mammalian testis.

J. Reprod. Fertil. 75, 317-326 (1985)

WARTENBERG, H.

Human testicular development and the role of the mesonephros in the origin of a dual Sertoli cell system.

Andrologia 10, 1-21 (1978)

WARTENBERG, H.

Structural aspects of Gonadal differentiation in mammals and birds.

In: Differentiation, Müller, U. and W.W. Franke (eds.), Springer-Verlag, Berlin, p.p. 64-71 (1983)

WEAKER, F.J.

Spermiogenesis in the nine-banded armadillo.

In: Electron microscopic concepts of secretion, Hess, M. (ed.) Wiley, N.Y., p.p 169-188 (1975)

WEBER, J.E., L.D. RUSSELL, V. WONG and R.N. PETERSON

Three-dimensional reconstruction of a rat stage V Sertoli cell. II. Morphometry of Sertoli-Sertoli and Sertoli-germ-cell relationships.

Am. J. Anat. 167, 163-179 (1983)

WISCHNITZER, S.

The annulate lammellae.

Int. Rev. Cytol. 27, 65-100 (1970)

WONG, V. and L.D. RUSSELL

Three-dimensional reconstruction of a rat stage V Sertoli cell. I. Methods, basic configuration and dimensions.
Am. J. Anat. 167, 143-161 (1983)

WRIGHT, W.W., N.A. MUSTO, J.P. MATHER and C.W. BARDIN

Sertoli cells secrete both testis-specific and serum proteins.
Proc. Natl. Acad. Sci. USA 78, 7565-7569 (1981)

WROBEL, K.H. and R. DIERICH

Wachstum und Differenzierung der Sertolizellen im Schweinehoden während der postnatalen Ontogenese.
Anat. Anz. 69, 723-724 (1975)

YASUZUMI, G., H. TANAKA and O. TEZUKA

Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy. VIII. Relations between the nutritive cells and the developing spermatids in a pond snail.
J. Biophys. Biochem. Cytol. 7, 499-504 (1960)

ZAMBONI, L., S. UPADHYAY, J. BEZARD and P. MAULEON

The role of the mesonephros in the development of the sheep testis and its excurrent pathways.
In: Development and Function of Reproductive Organs, Byskow, A.G. and H. Peters (eds.), Excerpta Med., Amsterdam, p.p. 31-40 (1981)

ZIBRIN, M.

Multivesicular nuclear body with nucleolar activity in Sertoli cells of bulls.
Z. Zellforsch. 135, 155-164 (1972)

ZIPARO, E., G. SIRACUSA, F. PALOMBI, M.A. RUSSO and M. STEFANINI

Formation in vitro of intercellular junctions between isolated germ cells and Sertoli cells in the rat.
In: The Cell Biology of the Testis. Bardin, C.W. and R.J. Sherins (eds.), Ann. N.Y. Acad. Sci. 383, p.p. 511-512 (1982)

Für die Überlassung des Arbeitsplatzes danke ich Herrn Prof. Dr. F. Sinowatz.

Herrn Prof. Dr. H.-G. Liebich möchte ich für die Überlassung des Themas, die verständnisvolle, freundliche und stets hilfreiche Unterstützung bei der Anfertigung dieser Arbeit ganz herzlich danken.

Weiterhin danke ich Frau Winkler für ihre hilfreiche Unterstützung bei den fototechnischen Laborarbeiten.

Mein Dank gilt besonders Frau Dagmar Reges (RS-Schreibstudio) für ihren hilfreichen und stets verlässlichen Einsatz bei der schriftlichen Ausfertigung und optischen Gestaltung der Arbeit.

LEBENS LAUF

Geboren: 08. November 1959 in Zweibrücken/Pfalz

Eltern: Emil Hery, Architekt
Irma Hery, geb. Eiloff

Schule: 1966-1970 Hohenburg- und Sonnenfeld-
Grundschule in Homburg/Saar
1971-1979 Staatliches Männlich-Gymnasium
in Homburg/Saar

Abitur: 12. Juni 1979

Berufsausbildung: Oktober 1979 - Oktober 1982 Studium der
Tiermedizin an der Freien Universität
Berlin
ab November 1982 Studium der Tiermedizin
an der Ludwig-Maximilians-Universität
München

Staatsexamen: 27. Februar 1986

Approbation: 11. Juni 1986

